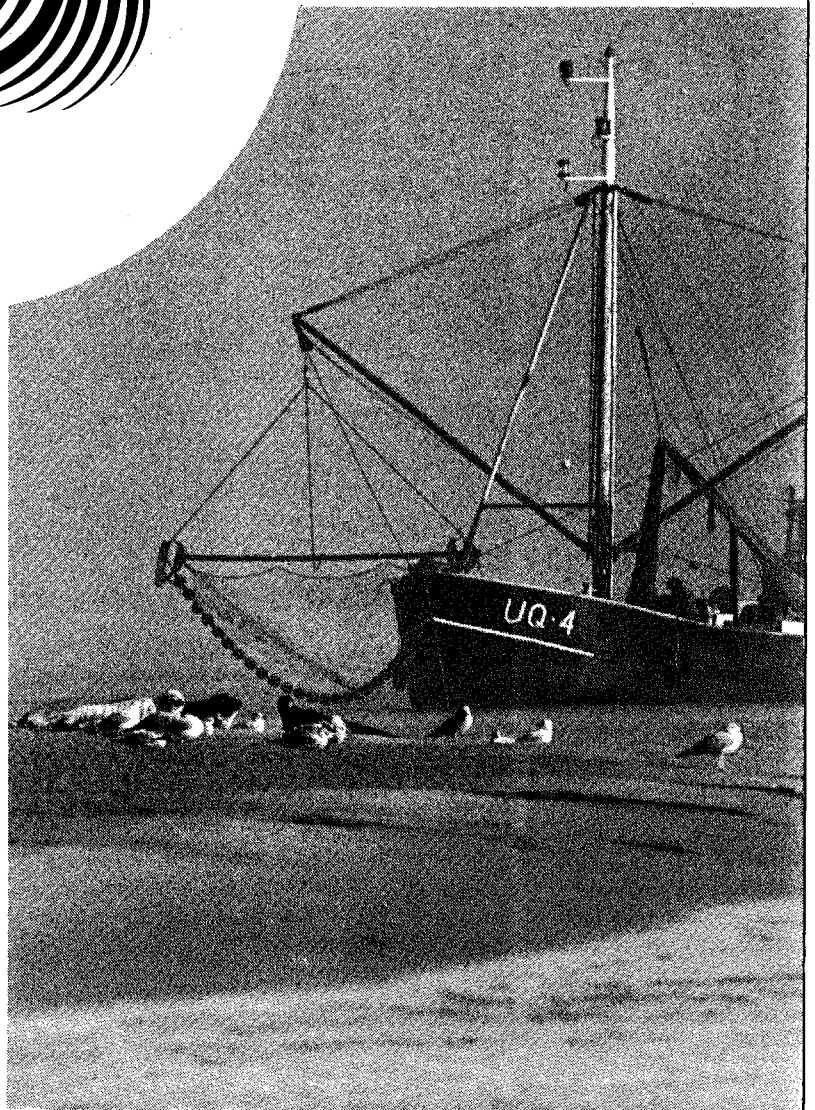
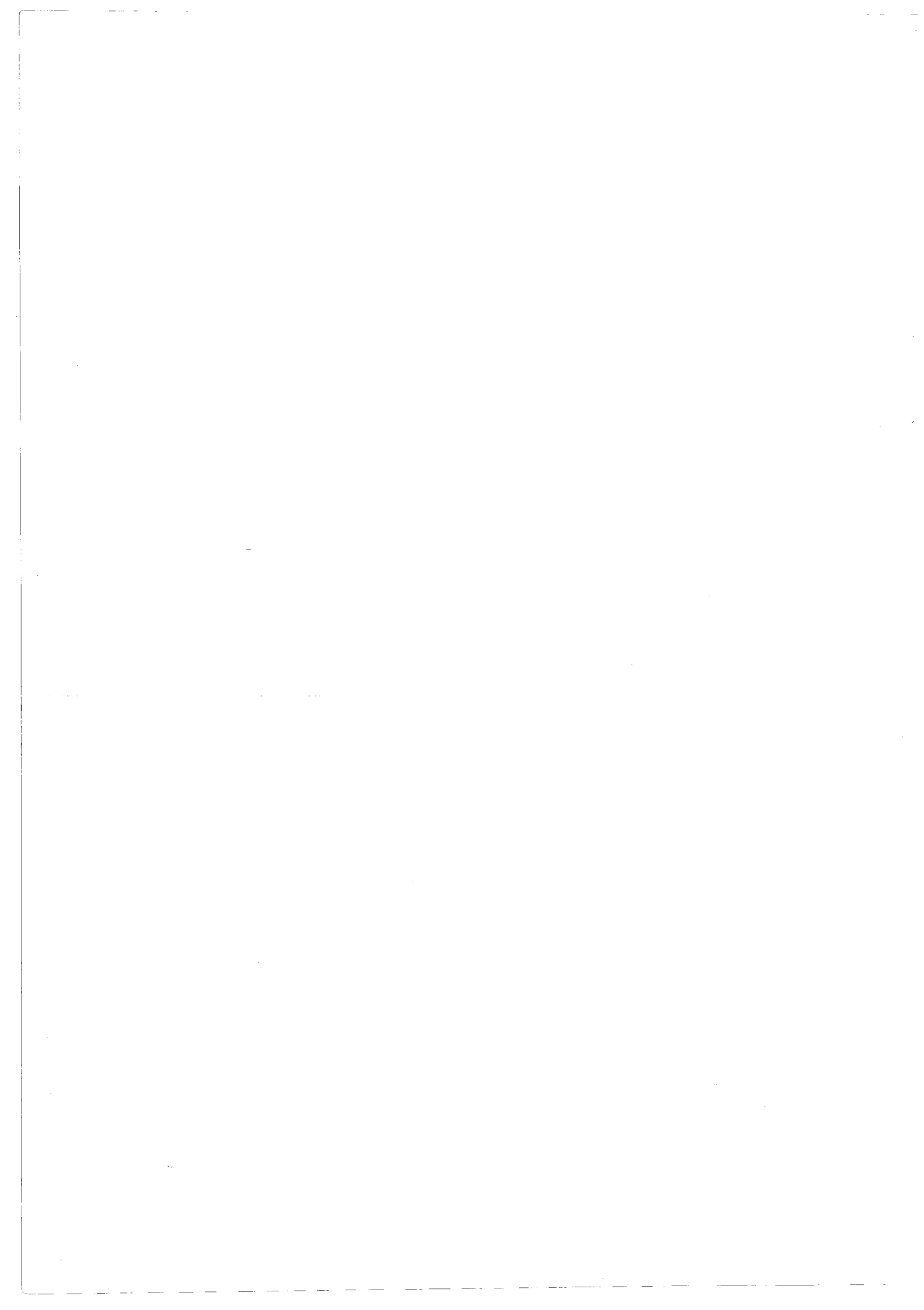


Invloed van diverse verstoringsbronnen
op het gedrag en habitatgebruik van
gewone zeehonden: consequenties
voor de inrichting van het gebied

S.M.J.M. Brasseur
P.J.H. Reijnders

ibn-dlo





Invloed van diverse verstoringsbronnen op het gedrag en habitatgebruik van gewone zeehonden: consequenties voor de inrichting van het gebied

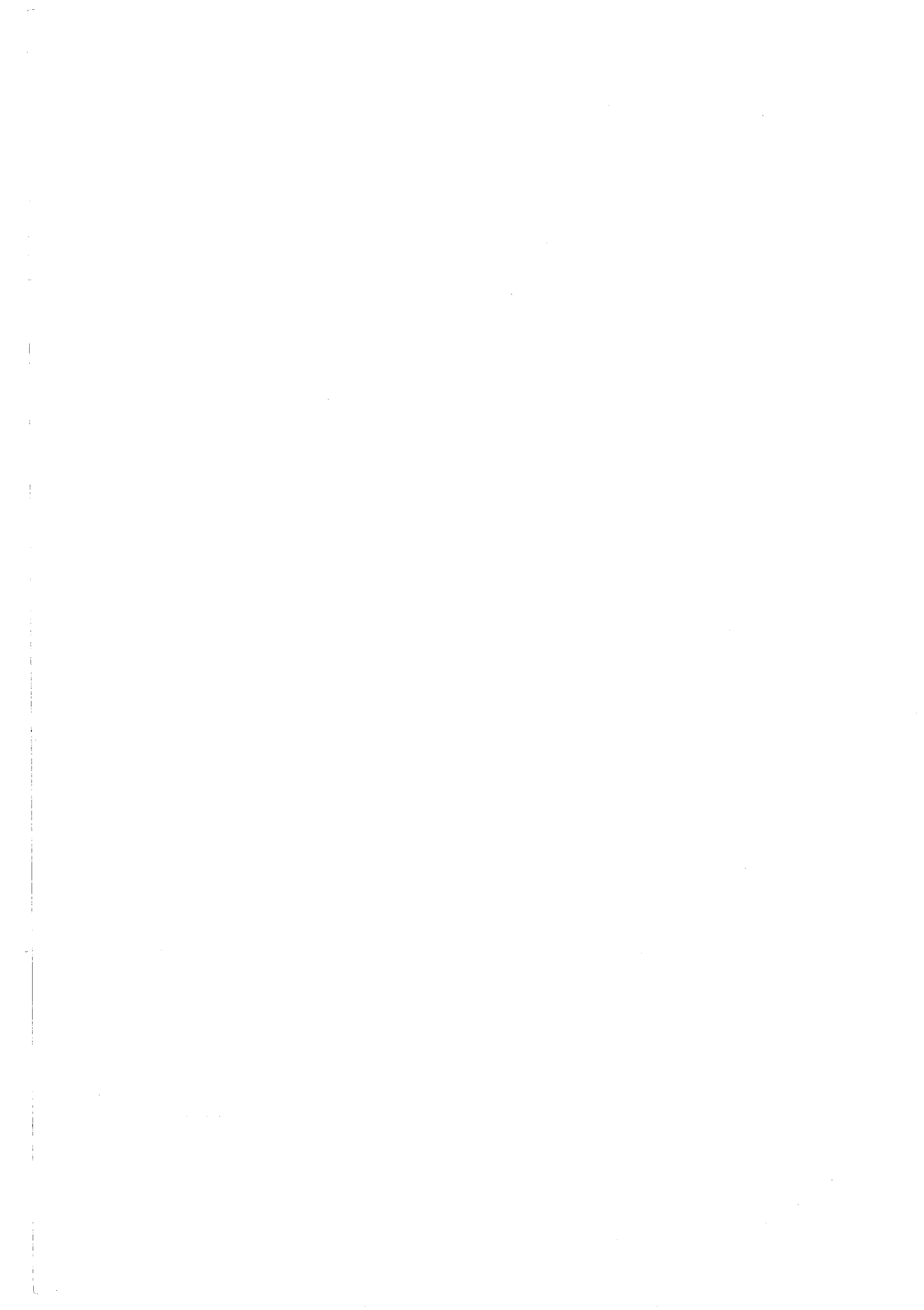
S.M.J.M. Brasseur & P.J.H. Reijnders

IBN-rapport 113

**Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek (IBN-DLO)
Wageningen**

ISSN: 0928-6888

1994



INHOUD

SAMENVATTING	5
1 ALGEMENE INLEIDING	9
2 GEDRAGSVERANDERINGEN VAN DE GEWONE ZEEHOND (<i>PHOCA VITULINA</i>) ALS GEVOLG VAN VERSTORING <i>literatuuronderzoek</i>	12
2.1 Inleiding	12
2.2 Haul-out gedrag	12
2.2.1 Ruimtelijke factoren	13
2.2.2 Temporele factoren	15
2.3 Verstoringafstanden	18
2.4 Verstoring Van Zeehonden Onder Water	20
2.5 Effecten van verstoring	20
2.6 Conclusies	22
3 TOLERANTIEGRENZEN VAN ZEEHONDEN VOOR MENSELIJKE VERSTORING, GEBASEERD OP ZICHTBARE GEDRAGS VERANDERINGEN <i>veldonderzoek</i>	24
3.1 Inleiding	24
3.2 Materiaal en methode	25
3.2.1 Het onderzoekgebied	25
3.2.2 Methode	25
3.2.3 Opzet	27
3.2.4 Materiaal	29
3.2.5 Gegevens en statistische bewerking	30
3.3 Resultaten	31
3.3.1 De uitgangssituatie	33
3.3.2 De verstoring	34
3.3.3 Het herstel	41
3.4 Discussie	43
3.4.1 Algemeen	43
3.4.2 Verschillen tussen de bronnen	43
3.4.3 Verschil in periode van verstoring	46
3.4.4 Verschil in ligplaatscategorieën	46
3.4.5 Verschil tussen gebieden	48
3.4.6 Andere variabelen	48
3.5 Conclusies	49

4	ALGEMENE CONCLUSIES	51
5	LITERATUUR	54
	APPENDIX A.	59
	APPENDIX B.	61

SAMENVATTING

Om verstoring van de nog geringe populatie gewone zeehonden, *Phoca vitulina*, in de Nederlandse Waddenzee te minimaliseren zijn gebieden aangewezen waar menselijke verstoring zoveel mogelijk wordt voorkomen. Het hier beschreven onderzoek levert gegevens om veilige grenzen van die gebieden te bepalen. Het onderzoek valt uiteen in twee delen: een literatuuronderzoek en een veldonderzoek. Het literatuuronderzoek had tot doel gegevens te verzamelen over mogelijke effecten van verstoring op zeehonden. Gedurende het veldonderzoek werden verstoringsafstanden ten opzichte van verschillende verstoringsbronnen bepaald.

Uit het literatuuronderzoek blijkt dat er weinig kwantitatieve gegevens zijn over effecten en verloop van verstoringen van de zeehonden. Bovendien betreffen die gegevens onderzoek aan zeehonden op hun ligplaatsen; van verstoring in het water is nagenoeg niets bekend.

Er bestaan *aanwijzingen* voor de volgende effecten van verstoring:

1) *verhoogde jeugdmortaliteit*

Pups hun moeder kwijt raken en bij pups die verstoord worden tijdens de zoogtijd hebben een lager speengewicht. Verhoogde sterfte als gevolg hiervan is na de zoogtijd te verwachten. Daarnaast kan door het mechanisch schuren op het zand bij vluchtgedrag en een ontsteking van de navelwond ontstaan, met dodelijk gevolg.

2) *afwijkend gedrag op de zandplaten*

Verstoringsdruk in een gebied beïnvloedt de verdeling en het gedrag van de zeehonden op de platen. Zeehonden volgen bij afgaand en opkomend water de waterlijn, om bij dreiging zo snel mogelijk in het water te zijn.

3) *veranderde ligplaatskeuze*

Sommige gebieden met veel verstoring worden gemeden door zeehonden. Dit lijkt het duidelijkst bij vrouwtjes die jongen krijgen en zogen.

4) *stress*

Bij de zeehonden is stress te verwachten bij verstoring. Negatieve effecten hiervan worden vooral in synergie met de effecten van vervuiling verwacht. Zowel stress als vervuiling verstoren het hormonale evenwicht.

Weinig van deze aanwijzingen zijn door verder systematisch onderzoek ondersteund, waardoor de verschillende effecten op de populatie niet kwantitatief ingeschat kunnen worden.

Omdat gegevens ontbreken over de gevolgen van verstoring op de zeehondenpopulatie op middellange en lange termijn en directe fysiologische consequenties van verstoring op het individu niet zijn onderzocht, zijn zichtbare veranderingen in het normale gedrag van de zeehonden momenteel de enige beschikbare maat voor het meten van verstoring. De conclusies uit het onderhavige onderzoek zijn derhalve op zichtbare gedragsverandering gebaseerd.

Voor het veldonderzoek zijn 80 experimentele verstoringen uitgevoerd in het Nederlandse Waddengebied. Er zijn vijf verschillende verstoringbronnen gebruikt: wandelaar, kano, rubberboot, motorkruiser en zeilboot. Hierbij werden verschillende fases in de zichtbare gedragsveranderingen van groepen zeehonden geobserveerd. Bij de opzet van de proef is rekening gehouden met mogelijke verschillen tussen sociale groepen en heersende verstoringsniveaus. De gemeten reacties van de zeehonden vertonen grote spreiding. Daarom is ervoor gekozen aan de hand van modellen de verschillende stappen in een verstoring te beschrijven. Met behulp van subset- regressie-modellen zijn de effecten van verschillende factoren op de reactie bepaald.

We kunnen het volgende concluderen:

1) de aard van de verstoringbron beïnvloedt de eerste reactie

Onder gemiddelde omstandigheden varieert de bovengrens van het 95% betrouwbaarheidsinterval behorend bij de afstand waarop de zeehonden een eerste reactie vertonen, tussen de 400 en 1200 m. Dit is afhankelijk van de bron waarmee verstoord wordt. Kleine, geruisloze bronnen kunnen dichterbij de zeehonden komen.

2) bij het te water gaan speelt de aard van de verstoringbron een minder grote rol

Bij het te water gaan is minder variatie in verstoringafstand tussen de diverse bronnen. De bovengrens varieert tussen de 250 en 450 m.

3) herstel is gering

Bij een volledige verstoring is het herstel binnen 45 minuten zelden hoger dan 20%. Bij de verstoring met kleine bronnen treedt nagenoeg geen herstel op.

4) sociale samenstelling van de groep speelt een rol

Er zijn aanwijzingen dat in gebieden waar geen jongen worden geboren, de zeehonden later te water gaan naarmate in het gebied een hogere verstoringdruk heerst. In de andere gebieden vindt men geen aanwijzingen voor deze gewenning.

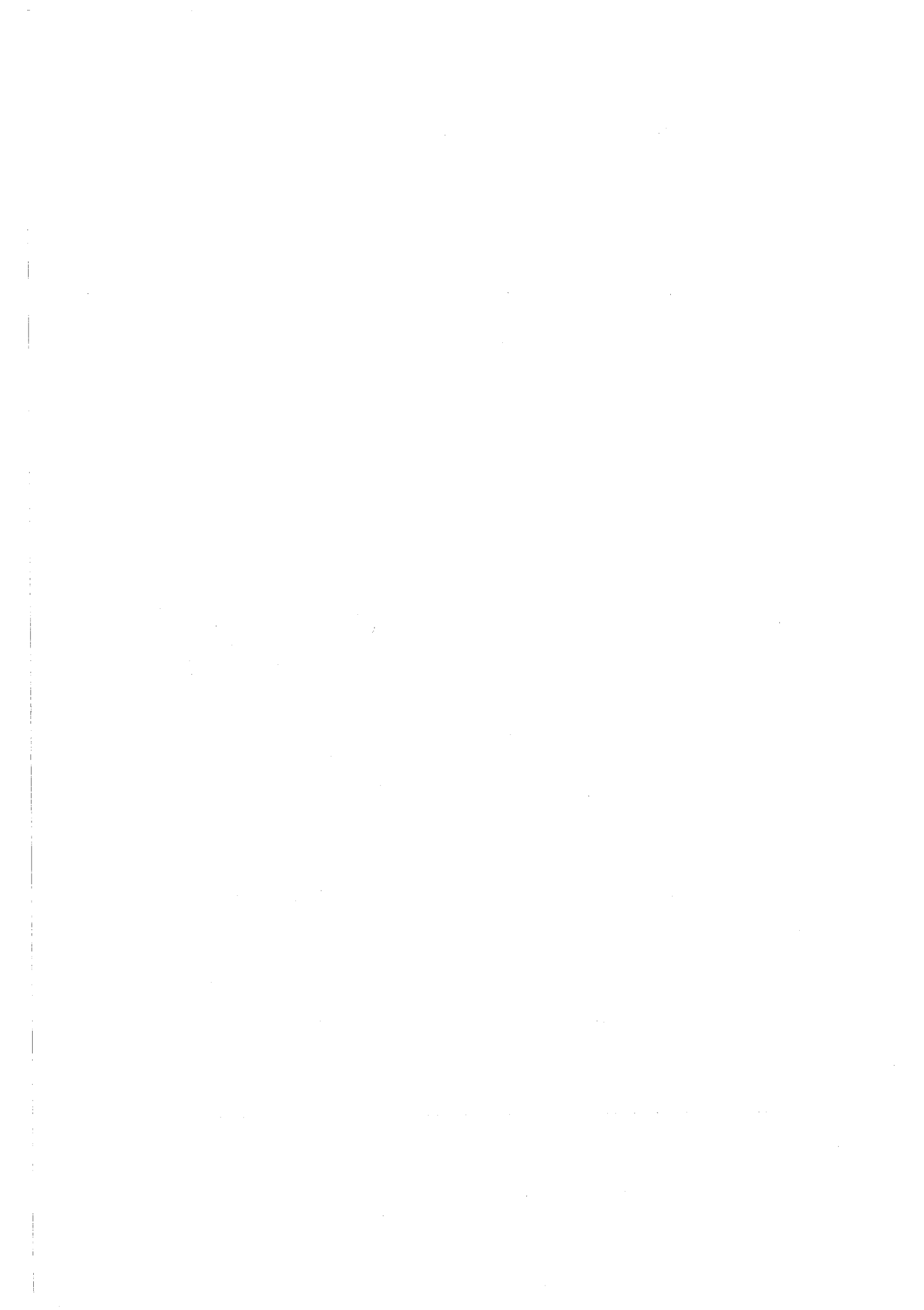
Gezien de geringe populatiegrootte van de zeehonden, de hoge jeugdsterfte, het lage geboortepercentage en het feit dat na het te water gaan weinig tot geen herstel optreedt, terwijl na een eerste reactie de zeehonden mits niet verder verstoord weer tot rust komen, wordt aanbevolen wordt om de grens van de beschermde gebieden te baseren op de eerste reactie.

Aangezien het herstel bij de kleine geruisloze bronnen vaak helemaal achterwege blijft, wordt tevens aanbevolen de verstoringafstanden behorende bij de grotere bronnen als maat te nemen. Dit zou betekenen dat 1200 m als veilige afstand aangemerkt kan worden. Uitgaande van het voorzorgsprincipe is bescherming van alle groepen binnen de gehele, nog kleine populatie gerechtvaardigd.

Verder onderzoek naar effecten van verstoring op zeehonden op middenlange en lange termijn wordt in het kader van de groeiende belangstelling voor het gebruik van de Waddenzee en de verwachte toename van de zeehondenpopulatie aanbevolen. In het bijzonder geldt dit voor onderzoek naar

verwachte effecten op de overlevingskansen van de zeehonden en verspreidingspatronen van diverse sociale groepen.

Daarmee kan een gedifferentieerd toekomstig beleid en beheer ten aanzien van verstoring verder worden onderbouwd. Tevens worden daarmee instrumenten voor monitoring van genomen maatregelen verkregen.



1 ALGEMENE INLEIDING

Zeehonden behoren tot de weinige soorten grote zoogdieren die in Nederland nog in de vrije natuur voorkomen. In de Waddenzee komen twee soorten voor: de gewone zeehond, *Phoca vitulina vitulina* en de grijze zeehond, *Halichoerus grypus*. In het Deltagebied komt alleen de gewone zeehond voor. Dit onderzoek is in eerste instantie gericht op de meest voorkomende soort, de gewone zeehond, in de Waddenzee. Uit onderzoek blijkt dat zeehonden in diverse habitats anders reageren op verstoring. Bovendien bestaan verschillen tussen gebieden waar nagenoeg geen zeehonden voorkomen en waar geregeld zeehonden zijn. Daardoor gelden de conclusies ten aanzien van de inrichting van het Waddengebied niet zondermeer voor het Deltagebied. Een apart rapport zal voor de specifieke situatie in het Delta gebied worden opgesteld.

Na het stopzetten van de jacht in het begin van de jaren zestiger, bestond de populatie gewone zeehonden in de Waddenzee naar schatting uit 1200 individuen (Reijnders 1976). In tegenstelling tot de verwachtingen, herstelde de populatie zich niet. Naast een laag geboortecijfer, voornamelijk ten gevolge van hoge PCB-gehalte in het weefsel van de zeehonden in de Waddenzee, bleek de sterfte onder jongen zeer hoog ($\pm 60\%$). Door beide invloeden daalde de populatie tot 500 dieren in het midden van de jaren zeventig (Reijnders 1978). Die hoge jeugdmortaliteit wordt in de gehele Waddenzee waargenomen (Drescher 1978a; Reijnders 1978; Fransz & Reijnders 1978). Onderzoek door het toenmalige RIN geeft aanwijzingen dat menselijke verstoring daarbij een rol zou kunnen spelen (Reijnders 1982).

Naast het streven naar een verbetering in waterkwaliteit, werden ook korte-termijn-beheersmaatregelen genomen om de populatie te laten herstellen. Door opvang te stimuleren werden de overlevingskansen van de jongen verhoogd en zorgde wetgeving voor het terugdringen van verstoring in gebieden met zeehonden. Daarnaast werd een toenemende immigratie geconstateerd vanuit het Duitse Waddengebied. Vooral door dit laatste nam de populatie langzaam toe tot ongeveer 1050 dieren in 1987 (Reijnders 1989). In 1988 werd de gehele Europese gewone zeehondenpopulatie getroffen door een virus, waarbij onder andere in de Waddenzee en het Kattegat/Skagerrak ongeveer 60% van de populatie stierf. Sindsdien is de populatie in de Nederlandse Waddenzee weer gegroeid tot ongeveer 1230 in 1994.

Door de verwachte toename van het gebruik van de Waddenzee zal het conflict om ruimte tussen mens en zeehond groter worden. Duidelijke richtlijnen voor het beheer zijn nodig om de invloed van verstoring op zeehonden te minimaliseren. Bescherming van zeehonden aan de hand van deze richtlijnen kan het herstel van de nog steeds kleine zeehondenpopulatie optimaliseren.

De huidige bescherming van de zeehonden in het Nederlandse Waddengebied bestaat uit de volgende maatregelen. Vrijwel de gehele Waddenzee is aangewezen als Staatsnatuurmonument. Ingevolge artikel 16 van de Natuurbeschermingswet is het hier onder andere verboden dieren (waaronder zeehonden) te verontrusten. Als vuistregel is aangehouden dat men zeehonden niet dichterbij dan 1500 m dient te benaderen. Daarnaast geldt voor een aantal gebieden artikel 17 van de Natuurbeschermingswet. Deze gebieden kunnen afhankelijk van hun functie een gedeelte van het jaar of het gehele jaar afgesloten worden. Voor de 'zeehondengebieden' geldt bovendien dat deze gebieden gesloten zijn voor het meeste bootverkeer tussen 15 mei en 1 september. De afstand, voor de begrenzing van deze gebieden is bepaald aan de hand van veelal *ad hoc* verzamelde gegevens.

In opdracht van de Coördinatiegroep Recreatie Onderzoek Kustwateren¹, gefinancierd door het NBLF van het Ministerie van Landbouw, Natuurbeheer en Visserij, is het onderhavige onderzoek in 1993 gestart. Het doel was om op structurele wijze gegevens te verzamelen en op basis daarvan aanbevelingen te doen over de afstanden die men in acht dient te nemen om zeehonden niet te verstoren, in dit rapport de 'verstoringafstand' genoemd. Hiertoe zijn de invloeden van diverse verstoringbronnen op het habitatgebruik door zeehonden bepaald waaruit consequenties zijn afgeleid voor de inrichting van het gebied.

Omdat gegevens ontbreken over de gevolgen van verstoring op de zeehondenpopulatie op middellange en lange termijn en directe fysiologische consequenties van verstoring op het individu niet zijn onderzocht, zijn zichtbare veranderingen in het normale gedrag van de zeehonden momenteel de enige beschikbare maat voor het meten van verstoring. Hieruit volgt de definitie van verstoring die in dit onderzoek is gebruikt:

Verstoring = een menselijke activiteit die tot gedragsverandering van zeehonden leidt.

De menselijke activiteit, lopend, zwemmend of met een vaar- of vliegtuig uitgevoerd, die leidt tot verstoring, wordt *verstoringbron* genoemd. De verandering in gedrag ten gevolge daarvan wordt *verstoringreactie* genoemd.

Het onderzoek bestaat uit twee delen: een literatuuronderzoek en een veldonderzoek. In het eerste deel worden gegevens over normaal ('ongestoord') gedrag en gedragsveranderingen als gevolg van verstoringen besproken. Tevens wordt gezocht naar aanwijzingen voor effecten van verstoring op zeehonden op zowel korte als lange termijn. Het literatuuronderzoek diende mede als basis voor de opzet van het veldonderzoek. Daardoor kunnen de resultaten van het veldonderzoek in een breder perspectief worden geplaatst.

¹ Deze coördinatiegroep is een samenwerking tussen de kustprovincies en de ministeries van Landbouw, Natuurbeheer en Visserij, Verkeer en Waterstaat en Economische Zaken

Tijdens het veldonderzoek zijn onder verschillende omstandigheden bij diverse groepen zeehonden in de Nederlandse Waddenzee de verstoringsreacties op vijf verstoringsbronnen getoetst. Dit wordt in het tweede deel gepresenteerd.

Wij benadrukken dat de onderzoeken in dit rapport relatief weinig kunnen bijdragen tot de kennis van lange-termijneffecten van verstoring op zeehonden. Met de resultaten van het veldonderzoek kunnen we geen uitspraken doen over de manier waarop verstoring de overlevingskansen beïnvloedt. Het veldonderzoek heeft immers kortstondige gedragsveranderingen (*de verstoringsreactie*) tot onderwerp. Onderzoek naar effecten op fysiologische processen en uiteindelijk populatiedynamische parameters valt buiten het bestek van dit onderzoek.

2 GEDRAGSVERANDERINGEN VAN DE GEWONE ZEEHOND (*PHOCA VITULINA*) ALS GEVOLG VAN VERSTORING

literatuuronderzoek

2.1 Inleiding

Er wordt al langer onderkend dat verstoring een van de bedreigingen problemen is van verscheidene zeehondenpopulaties (Drescher 1979b; Reijnders 1982; Allen *e.a.* 1984). Desondanks is er betrekkelijk weinig gericht onderzoek gedaan naar verstoring van zeehonden. Voor dit literatuuronderzoek is gebruik gemaakt van zowel gepubliceerde als ongepubliceerde gegevens.

De gewone zeehond (*Phoca vitulina*) kent vijf ondersoorten en komt voor in kustgebieden tussen de 40ste en 60ste breedtegraad op het noordelijke halfrond (Reijnders *e.a.* 1993). De grote variatie in het habitat waarin ze voorkomen, de manier waarop en de mate waarin de verschillende populaties worden verstoord, maken het mogelijk een overzicht te krijgen van het 'normale' gedrag en van de mogelijke effecten van verstoring. Verstoringen in de verschillende habitats zijn vaak *ad hoc* gedocumenteerd.

In dit onderzoek wordt vooral aandacht besteed aan omstandigheden vergelijkbaar met die in de Waddenzee. Naast de gewone zeehond worden ook effecten bij andere zeehondesoorten en, voor zover relevant, bij andere diersoorten beschreven.

Dit onderzoek heeft tot doel referentiegegevens voor 'normaal' gedrag van zeehonden te verzamelen, met betrekking tot het gebruik van zandplaten. Daarnaast verwachten wij meer kennis en inzicht te krijgen in de (mogelijke) effecten van verstoring op de populatie en de onderliggende mechanismen. Bovendien kunnen de resultaten van het veldonderzoek, waarin alleen verstoringsafstanden zijn onderzocht, in een breder perspectief geplaatst worden.

Eerst bespreken wij motivatie voor het uit het water gaan (*haul-out*). Vervolgens wordt een beschrijving van verstoringen gegeven, waarbij verstoringsafstanden, gemeten in de verschillende gebieden, met elkaar worden vergeleken. Ten slotte volgt een overzicht van de mogelijke effecten van verstoring op zeehonden.

2.2 Haul-out gedrag

Alle zeehondachtigen vertonen *haul-out gedrag*. Hieronder verstaan we alle gedragingen waarbij de zeehond zich uit het water, dus op land of ijs bevindt. Land is hier gebruikt in de zin van het substraat waarop de dieren liggen. Dat zijn o.a. rotsblokken, kiezel- en zandstranden en zandbanken. In de Waddenzee komen gewone zeehonden op droogvallende zandplaten aan land.

De duur en de frequentie van haul-out is soortspecifiek. Naast externe factoren als weersomstandigheden, is dit vooral afhankelijk van de levenscyclus van de dieren. Drie motivaties voor haul-out kunnen worden onderscheiden: rust en/of comfort (waaronder tevens sociale interacties en onderhoud van de vacht), het werpen en zogen, en de verharing.

De ruimtelijke factoren, die bepalen welke banken gebruikt worden als ligplaats, en de temporele factoren, die bepalend zijn voor het moment waarop de zeehonden uit het water gaan, worden eerst behandeld.

2.2.1 Ruimtelijke factoren en ligplaatskeuze

Abiotische factoren

De fysische aspecten van de zandbanken spelen een rol bij de keuze van ligplaatsen. Voorbeelden van die fysische aspecten zijn droogvaltijd, bodemsoort, helling, ligging ten opzichte van diepe geulen, bereikbaarheid en beschutting tegen weereffecten zoals wind (Reijnders 1972; Pauli & Terhune 1987a, b; Thompson 1989; Kovacs *e.a.* 1990). In gebieden waar zeehonden afhankelijk zijn van ijs voor haul-out, is de kwaliteit van het ijs belangrijk (Steveler 1979).

Regelmatige vliegtellingen tonen aan dat de zeehonden in de Nederlandse Waddenzee jaarlijks vrijwel dezelfde zandbanken gebruiken. De waargenomen geringe verschuivingen hierin kunnen het gevolg zijn van veranderende fysische omstandigheden. Dit relatief vaste patroon komt overeen met waarnemingen in de Duitse en Deense Waddenzee en in andere gebieden (o.a. Allen *e.a.* 1980; Dietrich & Koepff 1986; Yochem *e.a.* 1987; Thompson 1989; Kovacs *e.a.* 1990; Thiel *e.a.* 1992).

In gebieden waar het water door getijdewerking dagelijks de ligplaatsen overspoelt, bepaalt de hoogte van de ligplaats de duur van het haul-out gedrag. In ongestoorde situaties kiezen zeehonden hun ligplaatsen zo, dat ze zelf zoveel mogelijk deze duur kunnen bepalen.

In afwezigheid van landpredatoren en menselijke verstoring prefereren zeehonden om deze redenen stranden en rotspartijen aan het vasteland of eilanden, die voortdurend droogliggen (Rubertus 1983; Kriber & Barrette 1984; Terhune 1985; Thompson 1989). In de Waddenzee, die beschouwd kan worden als een gebied waar verstoring voorkomt, worden daarentegen tijdelijk droogvallende zandplaten gekozen (Drescher 1979a; Arts & Rijniers 1986; Dietrich & Koepff 1986; Thiel *e.a.* 1992).

Bovendien blijken de zeehonden in de Waddenzee zich op de zandplaten zo te verdelen, dat de afstand tot het water klein is. In plaats van op een hooggelegen plek te blijven liggen, volgen ze de waterlijn met dalend en stijgend water. Als gevolg hiervan liggen de zeehonden in een verstoord gebied meestal in een soort lint langs het water. De oorzaak van dit merkwaardige gedrag ligt, naar wordt aangenomen, in het zo klein mogelijk maken van de eventuele vluchtweg naar het water (Reijnders 1982; Dietrich & Koepff 1986; Terhune 1985). In de Waddenzee was dit gedrag niet algemeen in de jaren vijftig jaren (persoonlijke mededeling Van Haaften). Dat hoger gelegen plekken van betekenis zijn, valt af te leiden uit een

gedragsonderzoek waarin Sullivan (1982) laat zien dat het dominante dier (vaak een mannetje) de hoogste plek op een plaat of strand inneemt. Aangenomen mag worden dat dit ook de gunstigste plek is.

In gebieden met een relatief hoge verstoringdruk wordt waargenomen dat zeehonden zonder aanwijsbare oorzaak plotseling te water gaan, om vervolgens op een andere bank er weer uit te gaan. Dit is het geval in de Waddenzee en in het Tees estuarium in Groot Brittannië (Doornbos 1980; Wilson 1994). In de Tees werd nagenoeg bij ieder tij dezelfde opeenvolging van gebeurtenissen waargenomen. Lang voor laagwater bezetten de zeehonden een ligplaats op een hoge bank. Wanneer deze door het afgaand water ver van het waterrand verwijderd raken, verkassen de zeehonden naar een lagere bank die net vrijkomt. Bij extreem laag water gaan ze zelfs naar een derde, nog lagere bank. Omgekeerd: bij stijgend water gaan de zeehonden naar de hoger gelegen banken terug (Wilson 1994). Gelijksortige verplaatsingen worden ook regelmatig in de Waddenzee op een aantal ligplaatsen waargenomen (Reijnders, ongepubliceerde gegevens)

Biotische factoren

Naast de fysische eigenschappen van ligplaatsen, spelen biologische en antropogene factoren een rol bij de ligplaatskeuze, bijvoorbeeld de afstand tot foerageergebieden, de afwezigheid van predatoren, de aanwezigheid van soortgenoten en verstoring (Renouf *e.a.* 1981; Kriebler & Barrette 1984; Härkönen 1987; Pauli & Terhune 1987a, b; Thompson 1989; Kovacs *e.a.* 1990).

Veranderingen in ligplaatskeuze, mogelijk met betrekking tot voedselaanbod, ziet men in de Waddenzee in de winter. De beweging van zeehonden, van binnen de Waddenzee naar de aangrenzende Noordzee, is misschien gerelateerd aan de beweging van hun prooi naar het warmere, diepere water. Op plekken waar veel voedsel en voldoende ruimte voor haul-out beschikbaar zijn, zullen relatief meer zeehonden verblijven (Härkönen 1987). Bovendien zullen de individuele zeehonden relatief meer tijd op land kunnen spenderen. Haul-out patronen kunnen derhalve afhankelijk zijn van voedselbeschikbaarheid.

Er bestaan ook duidelijke aanwijzingen voor gescheiden haul-out plaatsen, afhankelijk van sekse en leeftijd, tijdens de werp-, zoog- en paarperiode (Newby 1973; Drescher 1979a; Schneider & Payne 1983; Kriebler & Barrette 1984; Allen *e.a.* 1984; Thompson 1989; Kovacs *e.a.* 1990). Zwangere vrouwtjes lijken specifieke werp- en zoogplaatsen op te zoeken (Newby 1973; Doornbos 1980; Kovacs *e.a.* 1990). Op andere ligplaatsen ziet men juist een concentratie van mannetjes of juvenielen (Thompson 1989; Schneider & Payne 1983).

Drie mechanismen kunnen hieraan ten grondslag liggen: 1) het wegtrekken van vrouwtjes, om zich vervolgens elders te verzamelen, 2) het verjagen van andere zeehonden door vrouwtjes met jongen of 3) agressie tussen mannetjes in de buurt van de vrouwtjes (Kovacs *e.a.* 1990). Alle drie leiden min of meer tot concentraties van grotendeels vrouwtjes, die een jong hebben of krijgen, en op andere plekken tot concentraties van voornamelijk de andere zeehonden, in de voortplantingsperiode. Bovendien vertonen zeehonden voorkeur om in een groep aan land te gaan (Kriebler & Barrette 1984).

Verstoring kan in de ligplaatskeuze een rol spelen. Thiel *e.a.* (1992) vonden dat zeehonden bepaalde, door menselijke aanwezigheid, verstoorde gebieden in Schleswig-Holstein meden. Daarbij toonden ze aan dat er vrijwel geen overlap was van gebieden met jongen en gebieden met zeer frequente aanwezigheid van mensen. In Canada (Long Island) lijken vrouwtjes met jongen specifieke plekken te verkiezen vanwege de relatieve rust (Kovacs *e.a.* 1990).

Er bestaan relatief weinig gegevens over de verspreiding van de verschillende groepen zeehonden buiten de zoog- en verharingsperiode. Omdat sociale factoren een rol spelen bij de ligplaatskeuze, is aannemelijk dat bij zeer kleine groepen of afwezigheid van andere zeehonden, (zoals in de Oosterschelde) omgevingsfactoren zoals verstoring een grotere rol spelen bij de ligplaatskeuze.

Aanwijzingen voor verstoring vindt men ook in de jaarlijkse lokale verschuivingen van ligplaatsen. Een voorbeeld is de ligplaats op Simonszand in de (oostelijke) Nederlandse Waddenzee. Een deel van Simonszand wordt in de zomermaanden door recreanten gebruikt als picknick- en bivakplaats. Tot het begin van het recreatieseizoen liggen de zeehonden op Simonszand zelf. Als het recreatieseizoen begint, vindt er vrij abrupt een verschuiving plaats naar een iets verder gelegen zandbank.

2.2.2 Temporele factoren

Er is onderzoek gedaan naar haul-out gedrag van zeehonden in verband met de nauwkeurigheid van aantalsschattingen met behulp van vliegtellingen. Hieruit blijkt dat vooral getij, neerslag, wind, aanwezigheid van andere zeehonden, maar ook verstoring en het moment in de levenscyclus van de zeehonden effect hebben op het aantal zeehonden die op een zeker moment hauled-out zijn (Renouf *e.a.* 1981; Schneider & Payne 1983; Kriebler & Barrette 1984; Pauli & Terhune 1987a, b; Thompson 1989; Thompson *e.a.* 1989; Thompson *e.a.* 1994).

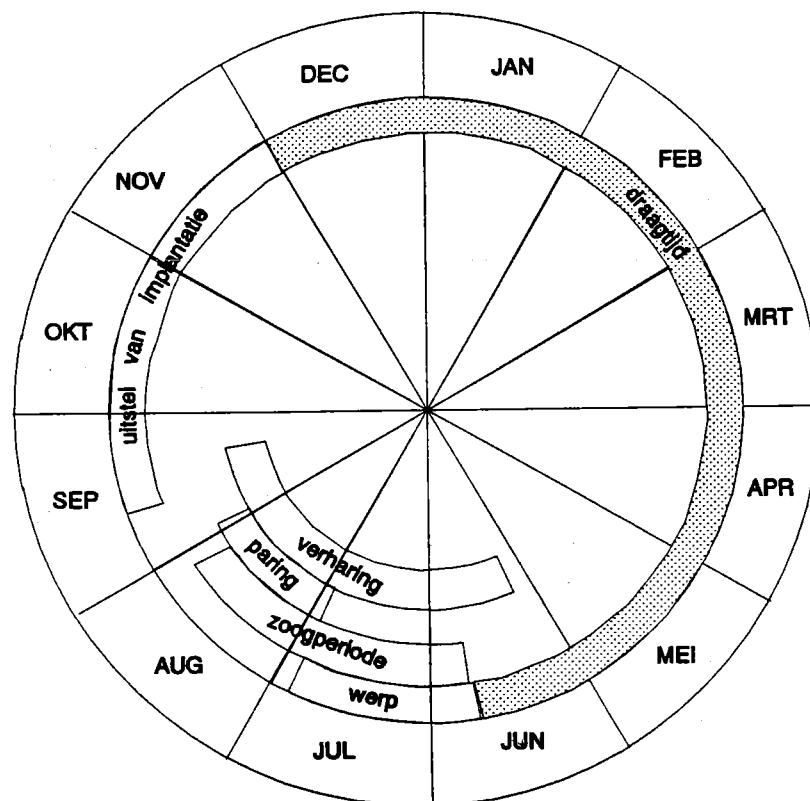
Tijdens de levenscyclus heeft het gebruik van de ligplaatsen de volgende functies: gedurende het hele jaar voor rust en comfort; in de zomermaanden voor geboorte- en zoogactiviteiten, gevolgd door de verharing (fig.1).

Rust- en comforthandelingen

Gedurende het gehele jaar worden de zandbanken gebruikt voor rust- en comforthandelingen. Hieronder verstaan we het drogen van de vacht, zonnen, krabben en rusten. Een aantal fysiologische processen speelt hierbij een rol. Op de eerste plaats wordt de produktie van vitamine D gestimuleerd onder invloed van zonlicht (Ling 1970). Deze vitamine speelt een essentiële rol in het calcium- en fosformetabolisme, dus belangrijk voor het skelet. Daarnaast lijkt haul-out voor het onderhoud van de huid zelf van belang. In het water komt de huidtemperatuur van de zeehond overeen met de watertemperatuur (Hart & Irving 1959). Dit is mede het gevolg van de afsluiting van bloedvaten naar de huid toe, wanneer de omgevingstemperatuur laag is. Vooral wanneer de vacht droog is, kan de temperatuur stijgen, zelfs wanneer de omgevingstemperatuur laag is; de bloedvaten worden geopend. In het perifere weefsel vindt geen metabolisering plaats bij temperaturen onder 17°C (Feltz & Fay 1966). Hoewel uit proeven in vitro

bleek dat het weefsel lang onderkoeld kan blijven, moeten zeehonden toch regelmatig uit het water gaan om dit weefsel te onderhouden.

Naast onderhoud van de huid, kunnen rust of slaap een tweede fysiologische reden zijn voor haul-out. Het grootste gedeelte ($\pm 70\%$) van de tijd op de plaat wordt 'slapend' doorgebracht. De zeehonden liggen plat met hun ogen dicht (Doornbos 1980; Sullivan 1982; Rubertus 1983; Terhune 1985). Uit waarnemingen blijkt dat zeehonden niet alleen aan land slapen; ze kunnen ook in het water slapen. Pups kan men zien 'dobberen' recht op met de kruin net boven water, waarbij af en toe het hoofd wordt geheven om adem te halen. Volwassen zeehonden rusten ook onder water waarbij af en toe naar de oppervlakte 'gedreven' wordt om adem te halen (Venables & Venables 1955). Waarschijnlijk hierdoor kan de gewone zeehond soms een tot enkele weken op zee te blijven (Wada 1969; Wipper 1975; Drescher 1979b; Reijnders 1981). Naast rust kan ook besparing van energie ten grondslag liggen aan het slapen aan land. De zeehond hoeft geen energie te besteden aan zwemmen, daarentegen is energieverlies door verdamping en bijvoorbeeld sociale contacten aan land niet ondenkbaar.



Figuur 1. Levenscyclus van de gewone zeehond

Geboorte- en zoogperiode

Tijdens de geboorte- en zoogperiode (tweede helft van juni t/m eerste helft van augustus) zijn de banken vooral van belang voor de vrouwtjes en hun pups. Het is voor gewone zeehonden noodzakelijk om op het droge te bevallen (Klinkhart 1967; Ronald & Thomson 1981; Lawson & Renouf 1985). In het algemeen vindt ook het zogen op de zandbanken plaats. Er zijn incidentele observaties van het zogen in het water (Venables & Venables 1955; Doornbos 1980), maar vaak gebeurt dit in ondiep water waarbij de pup al gezoogd wordt voordat de plaat helemaal drooggevallen is.

Bij de gewone zeehond duurt de zoogperiode ongeveer 30 dagen. In ongestoorde situaties groeit de pup deze tijd met een constante snelheid. Het spenen, de scheiding tussen moeder en pup op het einde van de zoogperiode, is vrij abrupt. Vanaf dat moment moet de pup zich zelfstandig leren voeden, wat ongeveer twee weken in beslag neemt. In die tijd eet de pup nagenoeg niets en verliest een groot gedeelte van zijn gewicht. Als door bijvoorbeeld verstoring de melkopname gedurende de zoogtijd onvoldoende is, zou de pup in de periode na het spenen in de problemen kunnen komen.

De paring vindt plaats in het water (Venables & Venables 1957, 1959; Sullivan 1981; Allen 1985). Tijdens deze periode ziet men vaak dat adulte mannetjes, blijkbaar ten gevolge van onderlinge strijd, wonden in de nek oplopen (Boulva & McLaren 1979; Sullivan 1981, 1982; Thompson & Rothery 1987).

De bevruchte eicel wordt niet direct in de baarmoederwand geïmplantéerd maar zweeft in de baarmoeder gedurende twee en een half tot ongeveer drie maanden. Andere zeehondesoorten, zoals de grijze zeehond, vertonen ook deze zogenaamde uitstel van implantatie.

Verharing

Ligplaatsen worden ook tijdens en na de zoog- en paarperiode voor het verharen gebruikt. Het drogen van de vacht en opwarmen van de huid is nodig voor metabolisatieprocessen in het perifere weefsel. Juist in de tijd van verharing is dit extra van belang.

De verharing verloopt voor wat betreft leeftijd en seks in fasen (Thompson & Rothery 1987; Thompson *e.a.* 1989). Na de onvolwassen dieren beginnen de volwassen vrouwtjes na de zoogtijd met verharen. Dit voltrekt zich echter relatief langzaam. Reden hiervoor zou kunnen zijn dat ze in deze tijd ook veel foerageren en dus ook veel in het water zijn, om de reserves weer aan te vullen die ze tijdens het zogen zijn kwijtgeraakt. Mannetjes, die wat later beginnen met verharen, zijn gedurende de verharing veel meer haaled-out, wat tot een snellere verharing leidt. Gemiddeld duurt het eigenlijke verharen 3-5 weken, terwijl het hele proces waarschijnlijk enkele maanden duurt (Thompson & Rothery 1987; Thompson 1989; Thompson *e.a.* 1989).

2.3 Verstoringsafstanden

Als er verstoring optreedt zijn er verschillende stadia te onderscheiden (Doornbos, 1980; Van Wieren 1981; Arts & Rijniers 1986; Dietrich & Koepff 1986). Bij afwezigheid van verstoring slaapt het grootste gedeelte van de zeehonden, een aantal steekt de kop op (10-20%) en kijkt rond, dit wordt *kopop* genoemd (tabel 1). Dit kan men als alert gedrag beschouwen (Stirling 1974; Terhune 1985; Renouf & Lawson 1986). Bij nadering van een verstoringsbron neemt het aantal 'kopop' toe (tabel 2). Vlak voordat de zeehonden te water gaan hebben ze allemaal kopop en beginnen ze richting waterrand te schuifelen. Als de bron nog dichterbij komt, gaan ze uiteindelijk te water (tabel 3).

Afhankelijk van o.a. de grootte en het geluid van de verstoringsbron kunnen deze stadia op verschillende afstanden optreden. Er wordt ook aangenomen dat gewenning en toestand van de zeehonden (b.v. het hebben van een jong, verharing, ziekte) deze afstand beïnvloeden.

Tabel 1. *Overzicht van gemiddelde kopop (%) bij een zeehondengroep in rust*

% kopop	bron	gebied
± 18.0	Doornbos 1980	Wadden, NL
16.4, 18.4, 25.3	Dietrich & Koepff 1986	Nedersaksen, D
$+24$ (4 zeehonden) ± 15 (>9 zeehonden)	Kriber & Barrette 1984	Quebec, Canada
22.2	Van Wieren 1981	Wadden, NL
± 10	De Glopper 1993	Wadden, NL

Tabel 2. Overzicht van gepubliceerde verstoringsafstanden, met als maat de toename in kopop (K) of het te water gaan (W)

verstoringsbron	verstoringsafstand (m)	maat	bron	gebied
wandelaars	< 200	K	Allen <i>e.a.</i> 1980	Californië, V.S.
wandelaars aan de andere kant van een geul	< 100	K	Allen <i>e.a.</i> 1980	Californië, V.S.
wandelaars	200 & 400	W	Reijnders 1972	Wadden, NL
wandelaars	160 ± 86	W	Arts & Rijniërs 1986	Wadden, NL
rubberboot	10-125	K	Murphy & Hoover 1981	Alaska
rubberboot	0-73	W	Murphy & Hoover 1981	Alaska
speedboot	270 ± 270	W	Arts & Rijniërs 1986	Wadden, NL
zeilboot	290 ± 155	W	Arts & Rijniërs 1986	Wadden, NL
motorkruiser	+200	W	Reijnders 1972	Wadden, NL
motorkruiser	630 ± 493	W	Arts & Rijniërs 1986	Wadden, NL
rondvaart	±200	K	Dietrich & Koepff, 1986	Nedersaksen, D
rondvaart	±100	K	De Glopper 1993	Wadden, NL
rondvaart	160-100 & 500	W	Dietrich & Koepff 1986	Nedersaksen, D
robbetochten	±100	W	Reijnders 1972	Wadden, NL
robbetochten	±100	W	de Glopper 1993	Wadden, NL
kokkelvisser	±100	K	Reijnders 1972	Wadden, NL
kotter	50-30	W	Dietrich & Koepff 1986	Nedersaksen, D
div. boten	150-200	K	Wilson 1994	Tees, GB
div. boten	> 320	K	Allen <i>e.a.</i> 1980	Californië, VS
div. boten	70-150	W	Wilson 1994	Tees, GB
vliegtuig	200-300	K	Allen <i>e.a.</i> 1980	Californië, VS
sportvliegtuig	1000	W	Reijnders 1972	Wadden, NL

Kopop-gedrag

Zelfs in rust kan het aantal kopop variëren. Tabel 1 geeft een overzicht van deze waarden. Dit is mede afhankelijk van het tij. Zowel in het begin van de laagwaterperiode als aan het einde, is een verhoogd percentage waarneembaar. Dit is vaak doordat de zeehonden voor een gedeelte in het water liggen. Rond het moment van laagwater bereikt dit een minimum (Doornbos 1980; Van Wieren 1981). Ondanks die variatie kan een plotselinge toename in het kopop-gedrag worden gezien als een indicatie voor een toename van de alertheid van de zeehonden.

Verstoringsen

Reacties van zeehonden op menselijke verstoringsbronnen zijn vaak *ad hoc* gedocumenteerd. In de weinige onderzoeken waarin de verstoringsafstand bepaald is, bestaat er geen eenduidige afspraak over wanneer sprake is van verstoring. Als het bepaald is, wordt een eerste reactie meestal bepaald aan de hand van een toename in het aantal kopop. Andere maten zijn bijvoorbeeld wanneer er één, meer, of alle zeehonden te water zijn. Meestal wordt deze keuze niet duidelijk vermeld. Naast die onnauwkeurigheid zijn bovendien deze afstanden merendeels op het oog geschat. Dit maakt het moeilijk om de gegevens met elkaar te vergelijken. Bovendien zullen naar verwachting verschillende reacties optreden, afhankelijk van verschillen van omgevingsfactoren in de betrokken gebieden. Dit alles leidt tot een grote variatie in de totstandkoming van de uiteindelijk verzamelde gegevens. Tabel 2 geeft een overzicht van deze *ad hoc*, en niet nauwkeurige waarnemingen. Daarom kunnen deze gegevens moeilijk onderling worden vergeleken. Dit geeft wel aan dat, naast grote meetfouten, er een grote variatie in verstoringsafstand verwacht kan worden

2.4 Verstoring van zeehonden onder water

Het gehoor van een zeehond is aangepast om zowel in lucht als in water te functioneren (Møhl 1968). Sommige zeehondesoorten communiceren onder water. Ook gewone zeehonden maken geluid onder water. Dit wordt vooral gedurende de paartijd waargenomen. Kennelijk staat dit in verband met het paren zelf of met het territoriumgedrag (persoonlijke mededeling M. Fedak & D. Thompson). Bij zadelrobber is waargenomen dat geluid van zeehonden afneemt bij nadering van een boot. Het is echter niet duidelijk of dit het gevolg was van een gedragsverandering of van de verplaatsing van de zeehond (Terhune *e.a.* 1979). In hoeverre menselijk geluid eventuele communicatie tussen zeehonden onder water stoort, is onbekend. Bij naderend geluid onder water zou, net als aan land, een vluchtreactie verwacht kunnen worden. Een verhoging van stress wordt als belangrijk effect van verstoring onder water beschouwd. Alleen zeer sterk geluid, vlak in de buurt van de zeehonden, zou tot gehoorbeschadiging kunnen leiden (Geraci & St. Aubin 1980; Myberg 1990). Hoewel er steeds meer informatie beschikbaar komt over de effecten van geluid onder water op zeezoogdieren, blijft het erg gefragmenteerd en vol onduidelijkheden (Myberg 1990).

2.5. Effecten van verstoring

Uit het voorgaande blijkt dat er aanwijzingen zijn voor effecten op de ligplaatskeuze van zeehonden. Zo lijken zeehonden in sommige gevallen te kiezen voor minder verstoorte gebieden. Of dit nadelige consequenties op de populatie heeft, is nog niet voldoende onderzocht. In verstoorte gebieden zoals de Waddenzee, ziet men dat de zeehonden vaak kiezen voor platen die door getijdewerking niet altijd beschikbaar zijn. Het mijden van stranden die toegankelijk zijn voor mensen, kan gezien worden als een aanwijzing voor verstoring. Deze nieuwe plekken kunnen een minder gunstige ligging ten opzichte van foerageergebieden hebben, en/of door grotere

dichtheid van zeehonden op deze 'rustige' plekken, extra stress opleveren. Pups van grijze zeehonden gaan onder andere als gevolg van onrust in de groep ook bij andere moeders drinken, hetgeen resulteert in een slechtere voedselopname van de jongen (Fogden 1968, 1971). In de Oosterschelde, waar nog maar een zeer klein aantal zeehonden leeft, bleek dat ligplaatskeuze mede bepaald werd door verstoringen. Er waren redenen aan te nemen dat bepaalde zandbanken niet gebruikt werden door de aanwezigheid van vaartuigen in de buurt (Reijnders *e.a.* 1990).

Wanneer de zeehonden toch op ligplaatsen blijven waar verstoring voorkomt, ziet men dat ze lager op de zandbanken liggen en de waterlijn volgen om sneller het water in te kunnen vluchten. Het schuifelen over de plaat kan volgens Drescher (1978b) leiden tot een chronische ontsteking van de navelwond bij pups. Deze ontstekingen kunnen jarenlang duren, als de pup de extra belasting ervan overleeft.

Niet-zichtbare effecten op zeehonden op middellange en lange termijn in de vorm van stress en energieverlies door het te water gaan, zijn bij de zeehonden weinig onderzocht. Deze effecten kunnen bij alle dieren van een populatie verwacht worden, ongeacht leeftijd of sekse. Met name stress door onrust verdient de aandacht. Jungius (1979) vond op Galapagos dat vogels die ogenschijnlijk ongestoord broedden ondanks menselijke aanwezigheid, een toename in hartslag hadden tot vijf keer de normale frequentie. Ook bij hoefdieren ziet men een toename van de hartslag, dus energieverbruik, wanneer ze verstoord worden (Jeppesen 1987). Dit is een van de aanwijzingen voor een stress- of alarmreactie. Onderzoek aan andere diersoorten toont aan dat langdurige stress kan resulteren in maagzweren, vergrote bijnierschors, het achterblijven van regeneratie van weefsel en het achterblijven van de groei maar ook verstoring van het hormonale evenwicht, dat in ernstige gevallen tot verminderde vruchtbaarheid leidt (Sapolsky 1990). Bij chronische stress kan eveneens het goed functioneren van het immuunsysteem in het gedrang komen (Griffin 1989). In welke mate verstoring bij zeehonden deze effecten tot gevolg heeft, is onbekend.

Daarnaast wordt door verstoring de tijd verkort die de zeehonden aan wal doorbrengen. Uit voorlopige resultaten van een zogenaamde deprivatieproef, waarbij zeehonden niet uit het water konden gaan, bleek dat als de zeehonden een week niet hauled out konden gaan, ze een herstelperiode nodig hadden (eigen waarneming). Dit lijkt erop te wijzen dat het uit het water gaan een functie heeft. Effecten op de fysiologie van de zeehonden als gevolg van deprivatie zijn onbekend. Mogelijke consequenties zijn onder andere huidaandoeningen en verhoogde stress.

De duidelijkste effecten van verstoring op zeehonden zijn in de zoogtijd te verwachten. Door verstoring kunnen de pups immers gescheiden raken van hun moeder. Daarnaast zijn er theoretische aanwijzingen dat verstoring in de zoogperiode ook op latere termijn fataal kan zijn voor een pup. Wanneer er door verstoring een gedeelte van de zoogtijd verloren gaat, zal dit tot een lagere speengewicht leiden. Hierdoor heeft de pup voor de periode waarin het zelfstandig moet worden, niet voldoende reserves opgebouwd en zou het die periode moeilijk kunnen overbruggen. Op grond van een theoretische

schatting is het verschil in speengewicht circa 5% tussen een pup die het zeker haalt en een die het waarschijnlijk niet haalt. Dit getal moet echter nog met onderzoek aan de gewone zeehond onderbouwd worden.

2.6 Conclusies

Tot nu toe is er, zowel nationaal als internationaal, weinig systematisch onderzoek naar verstoring van zeehonden gedaan. Wel bestaan er vaak *ad hoc* beschrijvingen van verstoringen van haul-out gedrag. Hoogstens kunnen daarmee aanwijzingen voor effecten worden gevonden. Vooral op fysiologisch en populatiedynamisch vlak zijn er grote leemten in de kennis.

Effecten van verstoring kunnen in niveaus ingedeeld worden, afhankelijk van de sterkte van de verstoring. Wanneer een bepaalde tolerantiegrens van de zeehonden niet overschreden wordt, blijven de zeehonden weliswaar in het gebied, maar er treden toch fysiologische veranderingen op, waarbij verstoring als een chronische stressor beschouwd zou kunnen worden. Wordt de tolerantiegrens echter overschreden, dan zal groot- of kleinschalige emigratie plaatsvinden, waarbij de zeehonden moeten kiezen voor andere afhankelijk van het beschikbare habitat, eventueel minder optimale gebieden.

In het algemeen worden, afhankelijk van de tijd of plaats van een verstoring, verschillende effecten ervan op een zeehondenpopulatie verwacht. Door gebrek aan systematisch onderzoek zijn die mogelijke effecten alleen in de vorm van werkhypotheses aan te geven: tijdens de geboorte- en zoogperiode zijn de kansen op directe gevolgen voor de overlevingskansen het grootst. Enerzijds door permanente scheiding van moeder en pup. Anderzijds door verkorting van de zoogtijd waardoor de pup onder het normale speengewicht komt en de periode erna een lagere overlevingskans heeft.

Afgezien van een eventuele verhoogde jeugdmortaliteit zijn ook gevolgen op de gehele populatie, onafhankelijk van de leeftijd, te verwachten. Stress als gevolg van verstoring en de daaraan gekoppelde storingen in het hormonale systeem kunnen een rol spelen. Dit kan onder meer leiden tot een verlaagde weerstand tegen ziekten. Stress kan verwacht worden bij onder andere vluchten of onthouding van haul-out. Onthouding of verkorting van haul-out mogelijkheden kunnen op het energiebudget van de zeehond invloed hebben. Daarnaast is haul-out voor het onderhoud van de huid noodzakelijk.

Stress-effecten zijn ook te verwachten bij verstoring van zeehonden in het water. Gedrag van zeehonden in het water is echter nauwelijks onderzocht. Meer onderzoek naar de fysiologische aspecten van verstoring bij de zeehond moet uitwijzen in welke mate de verwachte effecten een rol spelen.

Hoewel er aanwijzingen zijn dat zeehonden een groepsgedrag vertonen, ontbreekt dat aspect in veel onderzoeken. De zeehonden verdelen zich over ligplaatsen afhankelijk van de aanwezigheid van andere zeehonden. Met

name in de werp-, zoog- en paarperiode wordt een duidelijke scheiding tussen verschillende groepen waargenomen. Inzicht in de verspreidingspatronen van de diverse sociale groepen -ook buiten de paarperiode- zal bijdragen tot een beter beeld omtrent de effecten van verstoring.

Ondanks de grote leemten in de kennis omtrent verstoring van zeehonden is het beleid in verschillende landen, zo ook in de Nederlandse Waddenzee en het Deltagebied, erop gericht verstoring van zeehonden zoveel mogelijk te voorkomen. Hoewel er aanwijzingen zijn voor verschillen in gevoeligheid van zeehonden, worden nu alle groepen beschermd. Duidelijkheid in die verschillen en in de verspreiding van deze groepen kan tot nuancering van het beleid leiden.

In de Waddenzee en het Deltagebied is een toenemende vraag naar recreatiemogelijkheden en bovendien groeit de zeehondenpopulatie. Als gevolg hiervan is er een toenemend conflict om ruimte te verwachten.

Alleen méér kennis van de effecten van verstoring op de populatie kan uitwijzen of de huidige vorm van voornoemde algemene bescherming adequaat is. Zonder deze kennis kan men het voorzorgsprincipe, waarbij alle zeehonden op dezelfde wijze beschermd worden tegen verstoring, vooral bij kleine populaties rechtvaardigen.

3 TOLERANTIEGRENZEN VAN ZEEHONDEN VOOR MENSELIJKE VERSTORING, GEBASEERD OP ZICHTBARE GEDRAGSVERANDERINGEN

veldonderzoek

3.1 Inleiding

De huidige populatie zeehonden in de Nederlansde Waddenzee bevat ongeveer 1230 dieren. Dit is nog geen 10% van de aantallen vóór de intensieve jacht op de zeehonden aan het begin van deze eeuw (Reijnders 1992). Na het stopzetten van de jacht in de jaren zestig, herstelde de populatie zich nauwelijks. Oorzaken hiervoor zijn de lage reproductie, als gevolg van PCB's en hoge jeugdmortaliteit (Reijnders 1976, 1978, 1980; Fransz & Reijnders 1978).

Er zijn sterke aanwijzingen dat de hoge jeugdsterfte ten dele door verstoring wordt veroorzaakt. Maar er is weinig concreet bekend over effecten van verstoring op populatie-niveau. Uit voorzorg wordt de kleine populatie in de Nederlandse Waddenzee voor verstoring beschermd, door verontrusting door mensen zoveel mogelijk te voorkomen.

Doel van dit onderzoek is het bepalen van de afstand waarop de zeehonden door verschillende verstoringsbronnen benaderd kunnen worden, zonder dat dit tot waarneembaar afwijkend gedrag en afwijkend habitatgebruik leidt. De uitkomsten zullen mede als basis dienen voor het beleid.

De afstand die men in acht dient te nemen om verstoring te voorkomen- de kritische afstand- is afhankelijk van verschillende factoren. De eigenschappen van zowel de verstoringsbron als de zeehondengroep zijn hierbij van belang. Eigenschappen van de verstoringsbron, zoals grootte en geluidsterkte, kunnen een rol spelen in het moment waarop de verstoringsbron door de zeehonden waargenomen wordt (Arts & Rijniens 1986). Verder zijn ook de eigenschappen van de zeehondengroepen van belang, hoe op deze verstoring wordt gereageerd. De reactie wordt mede bepaald door de samenstelling van de groep en de situatie waarin deze zich bevindt.

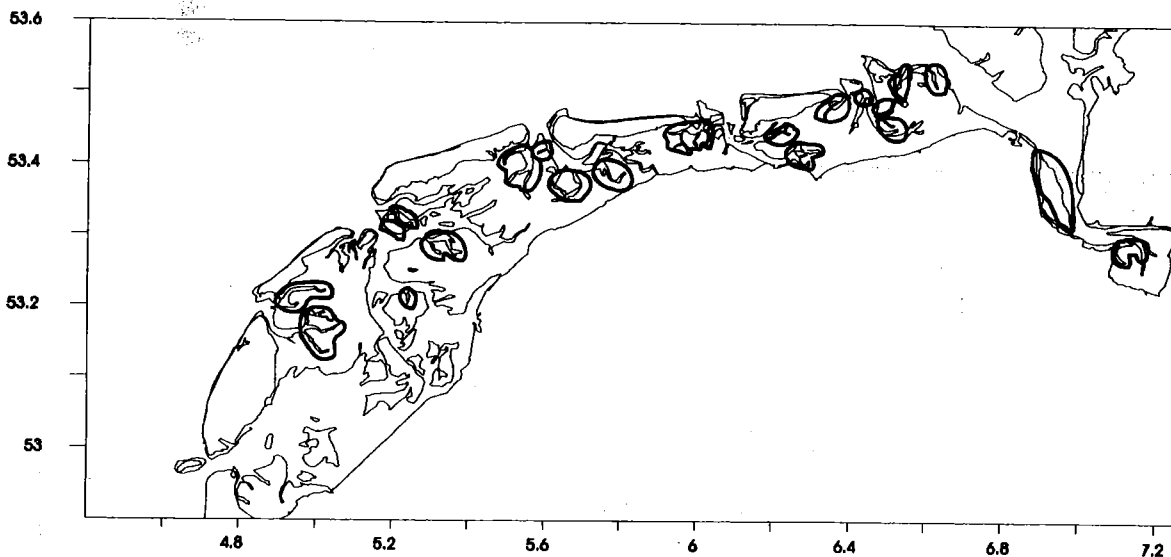
Bij de opzet van dit onderzoek is derhalve rekening gehouden met de verschillende factoren die de genoemde eigenschappen kunnen beïnvloeden. Er is vooralsnog geen alles omvattende maat voorhanden om reacties op verstoringen te meten. In dit onderzoek zijn de afstanden gemeten waarop de zeehonden *zichtbaar* reageren op verschillende verstoringsbronnen. Herstel binnen een bepaalde tijd is als maat genomen voor de ernst van de verstoring.

3.2 MATERIAAL EN METHODE

3.2.1 Het onderzoekgebied

De Nederlandse Waddenzee is een ondiep gebied dat in het noorden en westen begrensd wordt door de Waddeneilanden in het oosten door de monding van de Eems en in het zuiden door Noord-Holland, Friesland en Groningen. Een groot gedeelte valt droog bij laagwater. De droogvallende zandbanken worden door de zeehonden in dit gebied gebruikt voor haul-out. De zandbanken waaraan de zeehonden in de Waddenzee de voorkeur geven, zijn verspreid over het gehele gebied (fig.2). De locaties van de ligplaatsen blijken jaar op jaar veelal dezelfde te zijn. Ook vindt men jaarlijks dezelfde werp- en zoogplaatsen terug. Dit wettigt de vooronderstelling dat de verschillende ligplaatsen voor verschillende sociale groepen een speciale functie hebben.

Het onderzoek naar de reactie van zeehonden op verstoring is verricht aan zeehonden op ligplaatsen verspreid over de Nederlandse Waddenzee.



Figuur 2. De Waddenzee, overzicht van de belangrijkste ligplaatsen van de zeehonden.

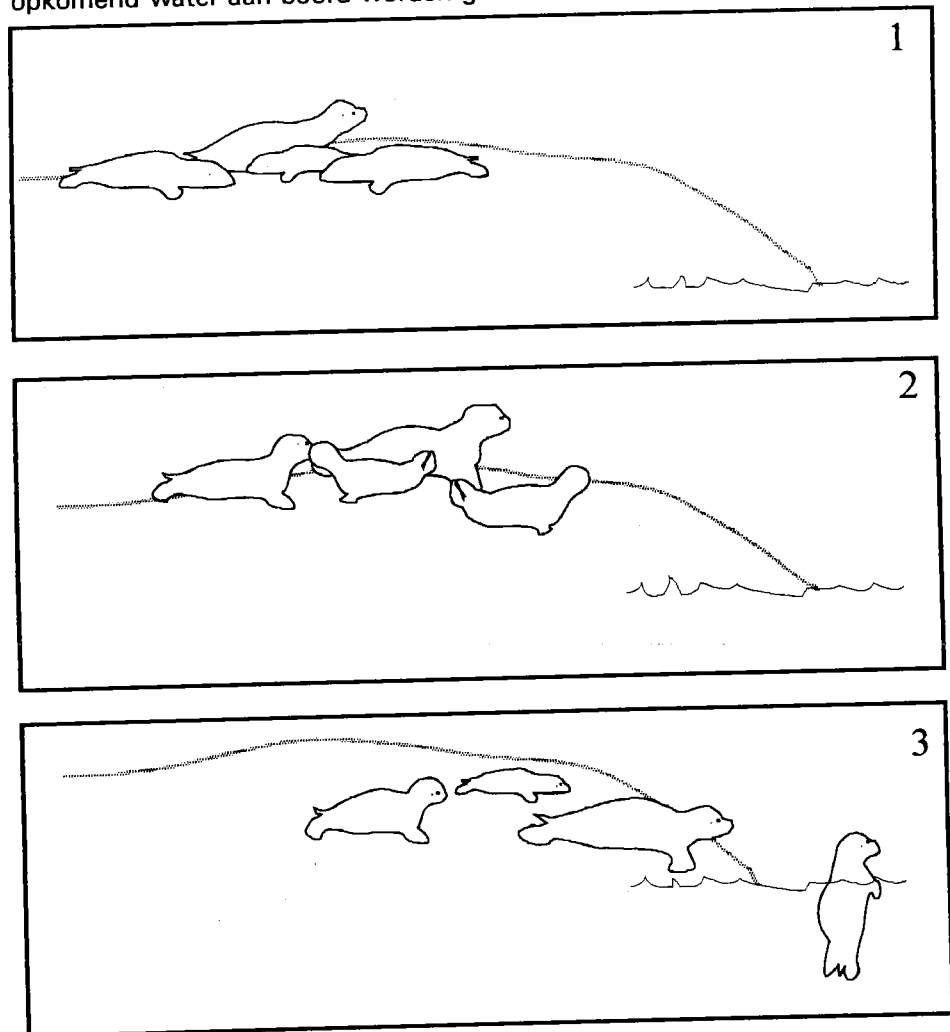
3.2.2 Methode

De verstoringen die door bronnen worden veroorzaakt, zijn getoetst. Als maat voor verstoring zijn waarneembare gedragsveranderingen van zeehonden gebruikt. Drie duidelijke peilmomenten tijdens de verstoring zijn hierbij gekozen als toetsingscriteria (fig.3):

a) **de eerste waarneembare reactie.** Dit wordt bepaald aan de hand van een duidelijke verandering in het gedrag van de zeehonden. Hierbij is een duidelijke toename in kopop waarneembaar, waarbij ook de houding van de dieren verandert.

b) **het moment dat alle zeehonden te water zijn.** Deze maat is verkozen boven het moment dat bijvoorbeeld de helft van de zeehonden te water zou zijn omdat de vlucht van de zeehonden soms zo snel is dat dit erg moeilijk te bepalen is.

c) **het herstel gedurende de daaropvolgende 45 minuten.** Hierbij wordt het aantal teruggekeerde zeehonden geregistreerd. Deze tijdslijmet is gekozen omdat er dan na afloop nog tijd is om de plek van de boeien nauwkeurig in te meten. Ook kunnen waarnemers en apparatuur dan nog tijdig voor het opkomend water aan boord worden genomen.



Figuur 3. Verschillende stadia tijdens een verstoring:

1. De zeehonden zijn niet verstoord, af en toe steekt een zeehond de kop op en kijkt rond.
2. Een verstoringbron komt in de buurt, de zeehonden worden alert en kijken duidelijk naar de bron, meer kopop: **eerste reactie**
3. Als de bron nog dichterbij komt, vluchten de zeehonden het water in. Als ze allemaal van de zandplaat zijn: **te water.**

De mate waarin herstel optreedt, werd genomen als indirecte maat voor de ernst van de verstoring. Om de twee minuten werd het aantal kopop bepaald.

3.2.3 Opzet

Omdat de reactie van zeehonden op een verstoring afhankelijk blijkt te zijn van de aard van de verstoring, de eigenschappen van de groep die verstoord wordt en van omgevingsfactoren, is ervoor gekozen om op een gestandaardiseerde manier te werken. Daarbij is zoveel mogelijk rekening gehouden met de aard van de verstoring en de eigenschappen van de zeehondengroepen. Tevens zijn zoveel mogelijk factoren constant gehouden die van effect zouden kunnen zijn op de reactie. Onvoorziene factoren zijn geregistreerd. Een gedetailleerde beschrijving hiervan wordt hieronder gegeven.

gestandaardiseerde verstoringen

De gestandaardiseerde verstoringen verlopen als volgt: de zeehondengroep wordt een korte tijd (20-30 min.) geobserveerd zonder dat verstoring optreedt. De waarnemers staan hiervoor op zodanige afstand (circa 1000 m) dat ze zowel de verstoringsbron als de zeehonden goed kunnen zien, maar ook zodanig dat de waarnemers zelf geen verstoring veroorzaken. Hierna nadert de verstoringsbron de ligplaats van de zeehonden. Dit gebeurt op respectievelijk gewone loopsnelheid of kruissnelheid en voor zover mogelijk in een rechte lijn. De waarnemers noteren wanneer een eerste gedragsverandering plaatsvindt en wanneer de zeehonden te water gaan. Op beide ogenblikken wordt de plek, waar de verstoringsbron zich dan bevindt, gemarkeerd met behulp van een boei. Hierna verdwijnt de verstoringsbron uit zicht en wordt gedurende 45 minuten het herstel geregistreerd. Afstanden tussen bron en zeehonden worden naderhand gemeten met behulp van plaatsbepalingsapparatuur (zie 3.2.4).

keuze van verstoringsbronnen

Mede in overleg met de bemanning van de drie NBLF-schepen zijn de bronnen van menselijke verstoring in de Waddenzee geïnventariseerd. De belangrijkste zijn motorkruisers, speedboten (hiertoe worden ook de rubberboten met buitenboordmotor gerekend), zeilschepen, kano's, wandelaars, vissersschepen, schepen van de 'bruine vloot', rondvaartboten en militaire activiteiten (tabel 1, appendix A). Deze informatie is ook gebruikt om een overzicht te maken van de verschillende ligplaatsen, waarbij voor elke plek de meest frequente verstoringsbronnen en de aanwezige verstoringsdruk zijn geschat.

In overleg met de bemanning van de NBLF-schepen over de meest voorkomende vormen van verstoring en om reden van praktische uitvoerbaarheid, zijn de actieve verstoringen uitgevoerd met vijf bronnen: motorkruiser, rubberboot, zeilboot, kano en wandelaar. Een overzicht van de grootte en vermogen van de vaartuigen die gebruikt werden bij dit onderzoek, wordt in 3.2.4 gegeven. Het wandelend verstoren werd door twee mensen uitgevoerd; bij de andere verstoringen werd één vaartuig ingezet.

keuze van de te verstoren ligplaatsen

keuze van de te verstoren ligplaatsen

Het is aannemelijk dat door gewenning groepen zeehonden, die vaak verstoord worden, anders reageren dan niet-verstoorde groepen. Op basis van het overzicht van de verstoringdruk op de verschillende ligplaatsen (tabel 1, appendix A) werden deze om praktische redenen in twee categorieën verdeeld: minst verstoord (A) en meest verstoord (B). Voor de proef werden de tien meest en de tien minst verstoorde ligplaatsen geselecteerd.

Daarnaast kan ook de samenstelling van de groep een rol spelen bij de reactie van de zeehonden. Aanwijzingen over de sociale structuur van de groepen zijn uit de lange reeks van vliegtellingen gehaald. Deze bestaan uit aantallen en het al of niet aanwezig zijn van jongen. Daarmee kunnen vrij nauwkeurige uitspraken worden gedaan over ligging van de werp- en zoogplaatsen (kort: zoogplaatsen). Op basis hiervan zijn de ligplaatsen verder onderverdeeld in: niet-zoogplaats (I) en zoogplaats (II). Dit leidt tot vier categorieën ligplaatsen:

	weinig verstoring	veel verstoring
niet- zoogplaats	AI	BI
zoogplaats	AII	BII

In alle gevallen gaat het om een relatieve maat waarmee de ligplaatsen zijn verdeeld. Voor elk van deze vier categorieën zijn vijf ligplaatsen gekozen waar de reactie op één van de vijf gekozen verstoringbronnen getoetst is. Hierbij zijn die plekken gekozen waarbij de grootte van de gemiddelde groep zeehonden op de zandbanken 10 tot 30 dieren bedraagt. De toewijzing van de verstoringbron aan de verschillende plekken is *at random* gebeurd.

overige omgevingsfactoren

Om een eventueel seizoeneffect op de reactie te kunnen bepalen, is zowel voor als na de zomer gemeten. Deze metingen zijn zo verricht dat ze zo kort mogelijk tegen de werp- en zoogperiode liggen. Om geen schade aan de populatie te berokkenen, is er namelijk niet verstoord in deze gevoelige periode.

Om de omgevingsfactoren zo constant mogelijk te houden, werd het onderzoek in vier korte perioden geconcentreerd: binnen ongeveer anderhalve week zijn elke keer alle gegevens verzameld (a:13 t/m 21 april; b:10 t/m 14 mei; c:8 t/m 17 september; d:20 september t/m 1 oktober). In totaal waren 80 verstoringen gepland.

Daarnaast vonden -voor zover technisch mogelijk- alle verstoringen plaats rond het moment van laagwater. De opzet van de proef was zodanig dat een ligplaats nooit met minder dan een week interval verstoord werd (vaak twee weken of meer), dit om herhalingseffecten te voorkomen.

Weersvariabelen zoals windrichting en -kracht en bewolgingsgraad zijn geregistreerd. Verder zijn alle bijzondere voorvallen tijdens de proef geregistreerd.

Een aantal factoren geeft aanleiding aan te nemen dat wellicht de reactie op verstoringen zou kunnen verschillen als men de Nederlandse Waddenzee van west naar oost in drieën verdeelt. Dit sluit op de eerste plaats aan bij een gradiënt van vervuiling van west naar oost (Reijnders 1980), waarbij het oosten relatief minder onder invloed is van het vervuilde Rijnwater. Het is bekend dat vooral PCB's het hormoonstelsel van zeehonden beïnvloeden (Reijnders 1986). Dit zou zich ook in de algemene gezondheidstoestand en daarmee het gedrag van de dieren kunnen uiten (De Swart *e.a.* 1992, 1994). Zeehonden kunnen mogelijk als gevolg van deze gradiënt verschillend reageren.

Vervuiling zorgt voor nog een oost-west-verschil: het aantal jongen dat geboren wordt in het oosten is veel groter (Reijnders 1982). Een derde verschil is het feit dat door de westelijke Waddenzee meer drukke vaarroutes lopen dan door de oostelijke (Bruning 1982). Daarentegen bevinden zich in het oosten relatief meer vaartuigen binnen gesloten gebieden (eigen waarnemingen). Hoewel deze oost-west-verschillen niet hebben meegeteld in de opzet van de proef, kan dit effect toch getoetst worden, omdat de gekozen ligplaatsen over de hele Waddenzee verdeeld zijn.

3.2.4 Materiaal

Plaatsbepalingsapparatuur:

Afhankelijk van de mogelijkheden op de verschillende onderzoekschepen is de ligging van de zeehonden en markeerboeien bepaald met DGPS, GPS en Syledes. In sommige gevallen konden de afstanden direct gemeten worden met behulp van de radar van het schip. Hierbij werd een radarreflector op de verschillende locaties gebruikt en werd de hoek bepaald met het scheepskompas.

Vaartuigen die voor de verstoring gebruikt zijn:

Motorkruisers

Phoca: 130 pk, verstoring met een snelheid van ± 15 km/uur

Krukel: 150 pk, verstoring met een snelheid van ± 15 km/uur

Harder: 100 pk, verstoring met een snelheid van ± 15 km/uur

Rubberboten

zodiacs: 15-25 pk, verstoring met een snelheid van ± 30 km/uur, bemand door een of twee mensen

Zeilboten

zeiljachten met een lengte van ± 10 m, deze voeren alleen op zeil, de snelheid dus was afhankelijk van wind en stroming, met twee bemanningsleden

Kano's

kano's met een lengte van ± 6 m, bemand door een of twee personen.

Optische hulpmiddelen:
diverse telescopen en verrekijkers

3.2.5 Gegevens en statistische bewerking

verwerking van de verzamelde gegevens

Door veld- en weersomstandigheden kon de geplande verstoring niet altijd plaatsvinden, in een aantal gevallen is het niet mogelijk geweest een volledige verstoring uit te voeren. Vooral technische mankementen belemmerden bij 12 experimenten een volledige uitvoering. Dit was bijvoorbeeld het gevolg van het vastlopen van boten in ondiepten, of verstoring van de zeehonden door andere vaartuigen. In zo'n geval werd na de eerste reactie de proef onderbroken. Voor zover de proef ongehinderd kon worden uitgevoerd, zijn de resultaten wel gebruikt in de berekeningen.

De reacties op de verstoringbronnen vertonen grote spreiding. Dit was deels het gevolg van het grote aantal factoren die deze reactie beïnvloeden. Het is dus niet correct de resultaten te vergelijken, zonder voor deze factoren te corrigeren. Daarnaast heeft dit onderzoek een zogenoemde blokstructuur. Dit houdt in dat in verschillende perioden, de vijf verstoringbronnen op vier ligplaatscategorieën zijn getoetst. Ongecorrigeerde data kunnen dus alleen met elkaar vergeleken worden als met deze structuur rekening wordt gehouden.

Derhalve is gebruik gemaakt van regressiemodellen. Zo kan voor ieder factor in het model gecorrigeerd worden en kunnen we de resultaten laten zien van een verstoring onder gemiddelde omstandigheden.

statistiek

Statistische toetsen zijn uitgevoerd m.b.v. het programma GENSTAT. Variaties binnen de volgende variabelen zijn onderzocht:
Vóór de verstoring (de uitgangssituatie): gemiddelde percentage kopop (KOPOP VOOR) en aantal zeehonden (AANTALLEN).

Tijdens de verstoring: de afstand tussen de zeehonden en de verstoringbron op het moment van de eerste reactie (AFSTAND 1) en als alle zeehonden te water zijn (AFSTAND 2) en het verschil in tijd tussen deze twee maten (REACTIETIJD).

Na de verstoring (het herstel): uitgedrukt in een percentage 'zeehonden-minuten' (aantal zeehonden x tijd aanwezig) gedurende 45 minuten na de verstoring, waarbij 100% aangeeft dat *alle* zeehonden zouden zijn gebleven gedurende deze 45 minuten (HERSTEL).

Verklarende variabelen zijn hierbij het type of categorie ligplaats (CAT bestaand uit I of II: geen zoekplaats c.q. wel zoekplaats; en A of B: weinig verstoord c.q. verstoord), de vijf verstoringbronnen (BRON), proefperiode (DATE) en de ligging van de ligplaats in de Waddenzee (west, midden of oost; GEBIED). Afhankelijk van het model was het mogelijk voor de

variabele DATE verschillende proefperioden samen te nemen, en voor de variabele GEBIED west en midden of oost en midden samen te nemen. In de bespreking van de regressiecoëfficiënten wordt dit aangegeven. Alle hierboven genoemde variabelen zijn zo beschreven dat steeds één niveau van de variabele gelijk aan nul is gesteld en de overige niveaus t.o.v. dat niveau geschat zijn.

Daarnaast beschrijft een aantal co-variabelen de omstandigheden gedurende de proef: windkracht, bedekkingsgraad (% lucht bedekt door wolken) en de verstoringshoek t.o.v. windrichting. In de modellen waarbij de processen gedurende de verstoring en het herstel worden beschreven, gelden KOPOP VOOR, AANTALLEN en AFSTAND 1 als verklarende variabele.

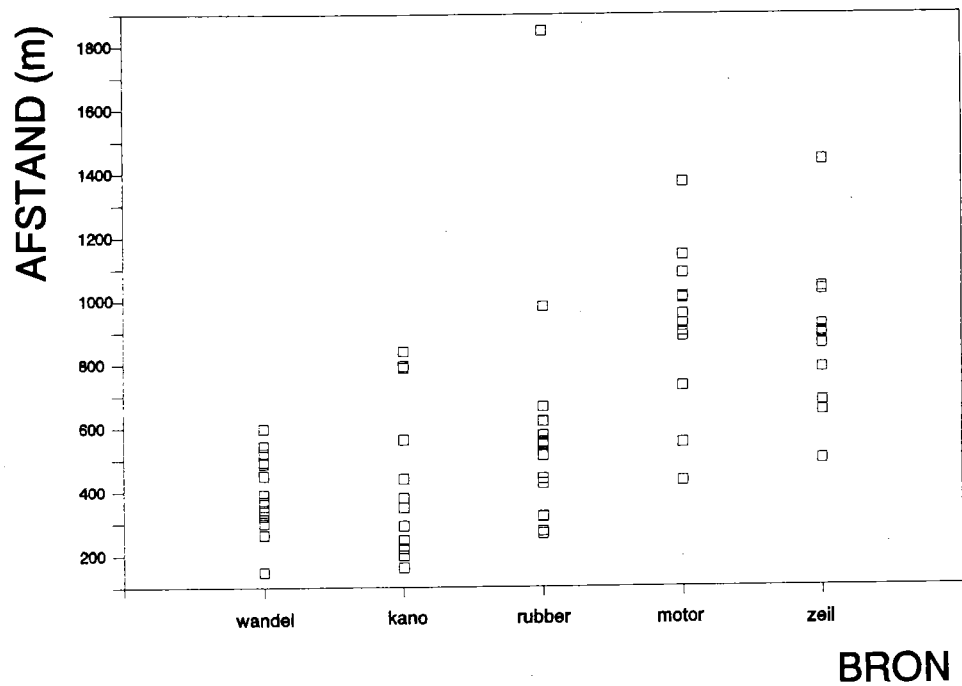
Wegens de relatief kleine steekproefgrootte en het grote aantal variabelen hebben we gekozen voor een regressiemodel. Per te verklaren variabele is een zogenoemde subsetregressie toegepast, waarbij volgens een statistisch criterium (het Cp-criterium) gekozen wordt om een variabele al of niet in het model op te nemen.

Ook gebruikten wij zogenaamde *contrasten* om te bepalen of de verschillen tussen waarnemingen significant waren binnen het model. Dit werd getoetst voor de verschillen tussen de waarnemingen voor en na de zomer (DATE), verstoorte en onverstoorte gebieden (CAT A versus B), niet of wel een zoogplaats (CAT I versus II), de verschillende bronnen waarmee verstoord werd (BRON), en het gebied waar werd verstoord (west, midden of oost Waddenzee). Hierbij werd uitgegaan van het regressiemodel waarbij de te toetsen variabelen 'verplicht' werden (ook als het volgens het Cp-criterium niet nodig was). Binnen het model corrigeerden wij voor gemiddelde waarden van de overige significante variabelen en vervolgens bepaalden wij met behulp van een t-toets de verschillen tussen de doelvariabelen.

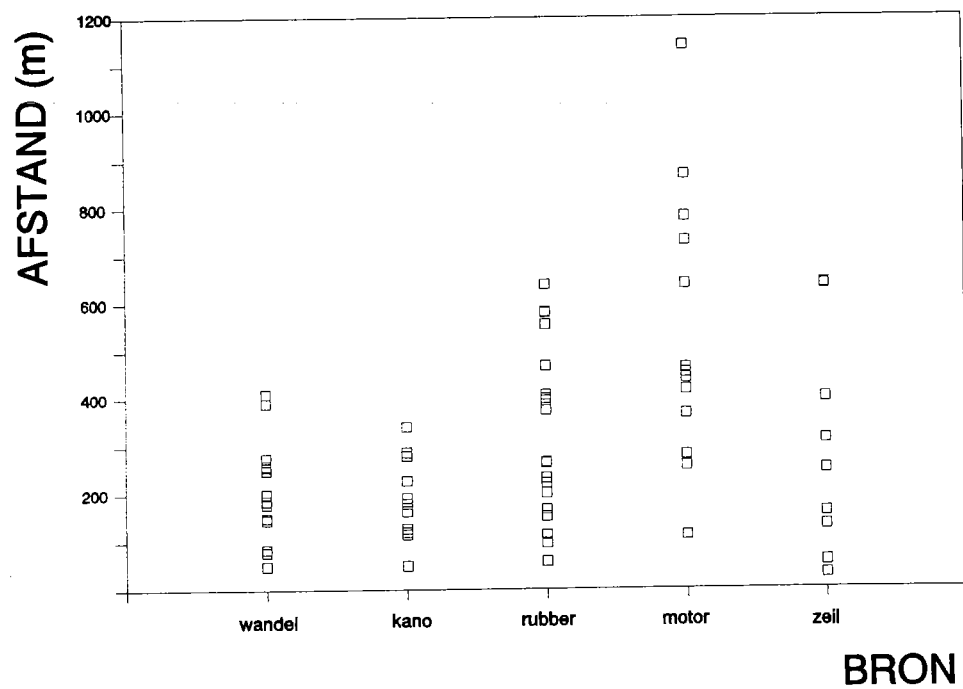
3.3 Resultaten

Om de resultaten vóór de statistische bewerking te laten zien, en de grote spreiding hierin, zijn de verstoringsafstanden van de eerste reactie en het te water gaan uitgezet tegen de verschillende bronnen (fig. 4 en 5). Let wel: deze gegevens kunnen niet zonder meer met elkaar vergeleken worden.

Vervolgens worden de regressiemodellen weergegeven; deze beschrijven een volledige verstoring. Eerst worden de resultaten van de uitgangssituatie gepresenteerd, waarna de resultaten van de verstoring en vervolgens die van het herstel volgen. Tenslotte worden in de discussie de resultaten besproken.



Figuur 4. Ruwe data van AFSTAND 1 (eerste reactie) uitgezet tegen de verschillende bronnen.



Figuur 5. Ruwe data van AFSTAND 2 (het te water gaan) uitgezet tegen de verschillende bronnen.

3.3.1 De uitgangssituatie

AANTALLEN

Hoewel geprobeerd is voor de proef groepen van ongeveer gelijke grootte te nemen (tussen de 10 en 30 dieren), bleek er in de praktijk toch variatie in aantallen te zijn. Om vast te stellen of deze variatie van systematische aard is, hebben wij een model gemaakt waarmee de aantallen aanwezige zeehonden werden getoetst aan de omgevings- en situatievariabelen. De uitwerking van dit model ligt buiten het doel van de proef en wordt daarom niet besproken. We vonden verschillen tussen de ligplaatsen. Deze zijn echter niet systematisch t.o.v. de proefopzet. Bovendien vonden we aan de hand van dit model, dat de aantallen op niet-zoogplaatsen hoger zijn dan op zoogplaatsen (CAT A en B). In hoeverre dat een rol kan spelen bij de schatting van de verstoringsafstanden, zal in de discussie besproken worden.

ALERTHEID

Als maat voor de alertheid van de zeehonden is het gemiddelde van het percentage zeehonden met geheven kop genomen: KOPOP VOOR. Parameters die het kopop-gedrag in een groep zeehonden kunnen beïnvloeden, zijn windkracht, cosinus van de verstoringshoek t.o.v. windrichting, bedekkingsgraad, gebied, aantallen, CAT en DATE (deze laatste twee zijn 'verplicht' opgenomen).

Het geselecteerde model is:

$$KOPOP\ VOOR = a + GEBIED + b * AANTALLEN + DATE + CAT\ A\ of\ B + CAT\ I\ of\ II$$

(dit model verklaart 11% van de variantie):

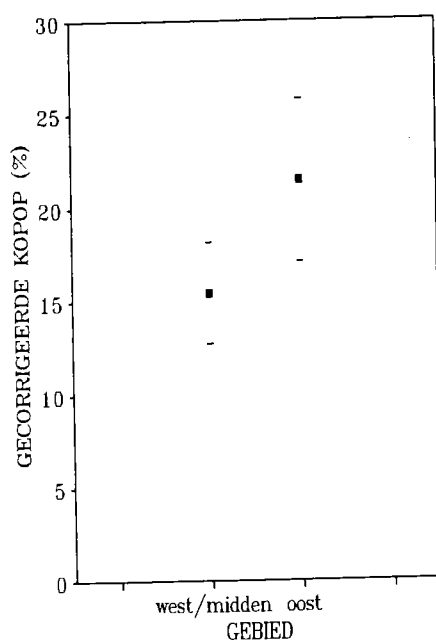
Geschatte waarden (APPENDIX B, tabel 1 voor regressiecoëfficiënten):

a =	19.74	
GEBIED =	0	indien WEST of MIDDEN (niet geschat, maar gekozen)
	6.56	indien OOST
b =	-0.241	
DATE =	0	indien VOORJAAR (niet geschat, maar gekozen)
	2.41	indien NAJAAR
CAT A of B =	0	indien CAT=A (niet geschat, maar gekozen)
	-1.14	indien CAT=B
CAT I of II =	0	indien CAT=I (niet geschat, maar gekozen)
	-2.09	indien CAT=II

Contrasten

Uit de contrasten blijkt dat in het westen en midden samen een gemiddelde van 15.43% kopop is bepaald terwijl in het oosten een gemiddelde van 21.45% is gevonden (fig. 6). Dit is significant verschillend ($P \leq 0.05$).

Er werden met behulp van contrasten geen significante verschillen gevonden tussen voor en na de zomer en tussen de categorieën.



Figuur 6. Gecorrigeerde gemiddelden van KOPOP VOOR uitgezet tegen het gebied in de Waddenzee (- = 95% betrouwbaarheidsinterval).

3.3.2 De verstoring

EERSTE REACTIE

Parameters die de afstand kunnen beïnvloeden waarop de zeehonden een eerste reactie vertonen zijn windkracht, cosinus van de verstoringshoek t.o.v. windrichting, bedekkingsgraad, tijd van de verstoring t.o.v. laagwater, KOPOP VOOR, AANTALLEN, gebied, CAT, DATE en BRON (de laatste drie zijn 'verplicht' opgenomen). Omdat AFSTAND 1 niet normaal verdeeld is, werden de gegevens voor dit model Ln-getransformeerd. Het gemiddelde en de range van AFSTAND 1 worden dan ook weergegeven door het gewogen gemiddelde en het betrouwbaarheidsinterval.

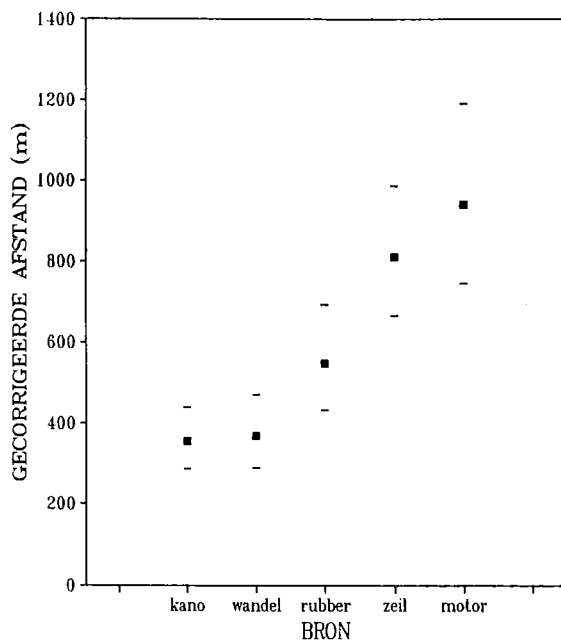
Het geselecteerde model is:

$$\ln(\text{AFSTAND } 1) = a + b * \text{WINDKRACHT} + c * \text{AANTALLEN} + \text{DATE} + \text{CAT A of B} + \text{CAT I of II} + \text{BRON}$$

(dit model verklaart 44.5% van de variantie)

Geschatte waarden (APPENDIX B, tabel 2 voor regressiecoëfficiënten):

a =	6.315	
b =	-0.0780	
c =	-0.01044	
DATE =	0	indien VOORJAAR (niet geschat, maar gekozen)
	0.0797	indien NAJAAR
CAT A of B =	0	indien CAT=A (niet geschat, maar gekozen)
	-0.090	indien CAT=B
CAT I of II =	0	indien CAT=I (niet geschat, maar gekozen)
	0.062	indien CAT=II
BRON =	0	indien WANDELAAR (niet geschat, maar gekozen)
	-0.047	indien KANO
	0.936	indien MOTOR
	0.393	indien RUBBER
	0.789	indien ZEIL



Figuur 7. Gecorrigeerde gewogen gemiddelden van AFSTAND 1 uitgezet tegen de verschillende bronnen (- = 95% betrouwbaarheidsinterval).

Contrasten

Uit de contrasten blijkt dat er significante verschillen ($P \leq 0.05$) in AFSTAND 1 zijn tussen de bronnen. De berekende gemiddelden waren achtereenvolgens: kano 355 m, wandelaars 369 m, rubberboten 547 m, zeilboten 810 m en motorboten 942 m (fig. 7). Er kunnen drie groepen worden onderscheiden: kano's en wandelaars, rubberboten en zeil- en motorboten.

Op deze manier vonden we geen significante verschillen tussen voor en na de zomer en tussen de categorieën.

TE WATER

Parameters die de afstand kunnen beïnvloeden waarop de zeehonden te water gaan, zijn windkracht, cosinus van de verstoringshoek t.o.v. windrichting, bedekkingsgraad, tijd van de verstoring t.o.v. laagwater, KOPOP VOOR, AANTALLEN, Ln(AFSTAND 1), gebied, CAT, DATE en BRON (de laatste drie zijn 'verplicht' opgenomen). Om dezelfde redenen als bij AFSTAND 1 werden voor dit model de gegevens van AFSTAND 2 Ln-getransformeerd.

Het geselecteerde model is:

$$\ln(\text{AFSTAND } 2) = a + b * \text{BEDEKKING} + \text{GEBIED} + c * \ln(\text{AFSTAND } 1) + \text{DATE} + \text{CAT } A_I, A_{II}, B_I \text{ of } B_{II} + \text{BRON}$$

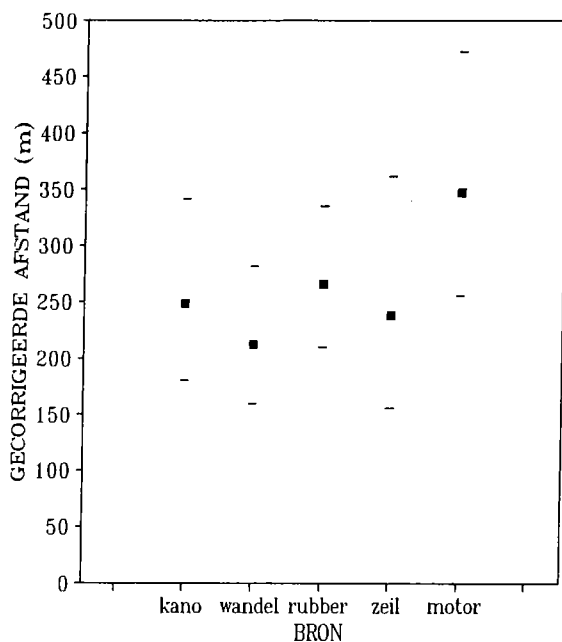
(dit model verklaart 52.2 % van de variantie)

Geschatte waarden (APPENDIX B, tabel 3 voor regressiecoëfficiënten):

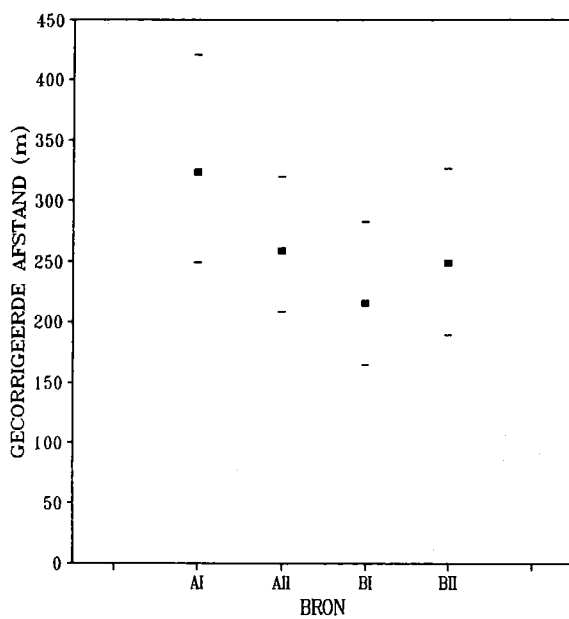
a =	1.757	
b =	-0.00693	
c =	0.706	
DATE =	0	indien APRIL (niet geschat, maar gekozen)
	-0.278	indien MEI
	0.153	indien NAJAAR
CAT =	0	indien CAT=AI(niet geschat, maar gekozen)
	-0.147	indien CAT=AII
	-0.433	indien CAT=BI
	-0.09	indien CAT=BII
BRON =	0	indien WANDELAAR (niet geschat, maar gekozen)
	0.128	indien KANO
	0.405	indien MOTOR
	0.207	indien RUBBER
	0.169	indien ZEIL

Contrasten

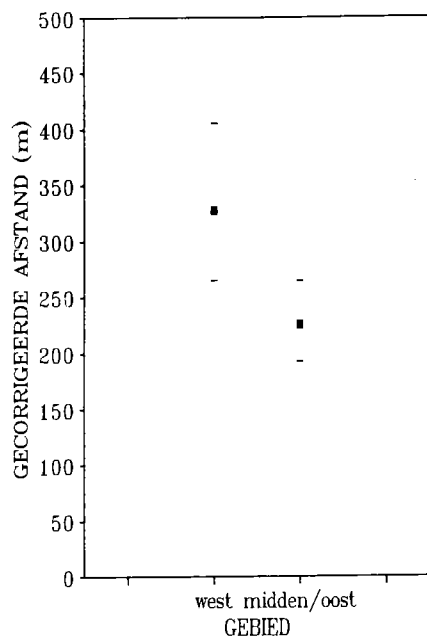
Uit de contrasten blijkt dat er significante verschillen ($P \leq 0.05$) in AFSTAND 2 zijn tussen de bronnen. De berekende gemiddelden waren achtereenvolgens: kano 248 m, wandelaars 213 m, rubberboten 265 m, zeilboten 237 m en motorboten 348 m (fig. 8). Hier zijn alleen wandelaars en motorboten significant ($P \leq 0.05$) verschillend. Het verschil tussen kano's en motorboten is wel op $P \leq 0.1$ significant.



Figuur 8. Gecorrigeerde gewogen gemiddelden van AFSTAND 2 uitgezet tegen de verschillende bronnen (- = 95% betrouwbaarheidsinterval).



Figuur 9. Gecorrigeerde gemiddelden van AFSTAND 2 uitgezet tegen de interactie tussen CAT A of B (weinig of veel verstoring) en I of II (niet of wel zoekplaats). (- = 95% betrouwbaarheidsinterval).



Figuur 10. Gecorrigeerde gemiddelden van AFSTAND 2 uitgezet tegen het gebied in de Waddenzee (- = 95% betrouwbaarheidsinterval).

Er worden significante verschillen ($P \leq 0.05$) gevonden tussen de verstoringafstand (AFSTAND 2), gemiddeld 210 m in mei en 309 m in het najaar. In april zijn de afstanden gemiddeld 258 m en kunnen geen verschillen worden aangetoond.

Er worden geen significante verschillen tussen de categorieën aangetoond. Wel vertoont de interactie tussen CAT A of B en I of II significante ($P \leq 0.05$) verschillen (fig. 9). De gecorrigeerde gemiddelden zijn in minder verstoorde gebieden waar geen jongen geboren worden (AI) 323 m en op zoogplaatsen (AII) 258 m, in verstoorde gebieden op niet-zoogplaatsen (BI) 216 m en op zoogplaatsen (BII) 248 m. Alleen het verschil tussen AI en BI is significant.

In het oosten en midden samen is een gemiddelde bepaald van 226 m terwijl in het westen een gemiddelde van 327 m is gevonden (fig. 10). Dit is significant verschillend ($P \leq 0.05$).

REACTIETIJD

De reactietijd geeft het verschil aan in tijd tussen het moment dat de zeehonden een eerste reactie vertonen en het moment waarop ze te water gaan (REACTIETIJD). Parameters die dit kunnen beïnvloeden, zijn windkracht, cosinus van de verstoringshoek t.o.v. windrichting, bedekkingsgraad, tijd van de verstoring t.o.v. laagwater, KOPOP VOOR, AANTALLEN, $\ln(\text{AFSTAND } 1)$, gebied, CAT, DATE en BRON (de laatste drie zijn 'verplicht' opgenomen).

Het geselecteerde model is:

$$REACTIETIJD = a + b * BEDEKKING + GEBIED + c * \ln(AFSTAND 1) + DATE + CAT A of B + CAT I of II + BRON$$

(dit model verklaart 63.1 % van de variantie)

Geschatte waarden (APPENDIX B, tabel 4 voor regressiecoëfficiënten):

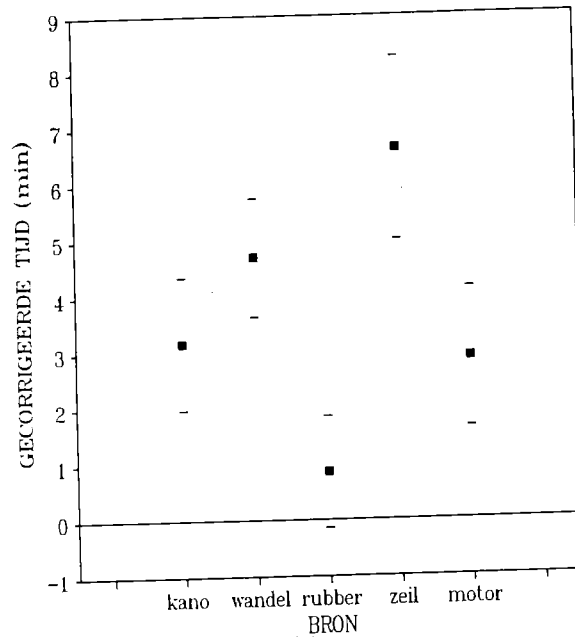
a =	-0.1787	
b =	0.00020	
c =	0.03516	
DATE =	0	indien voorjaar (niet geschat, maar gekozen)
	-0.00114	indien NAJAAR
CAT A of B =	0	indien CAT=A(niet geschat, maar gekozen)
	-0.0028	indien CAT=B
CAT I of II =	0	indien CAT=I
	-0.00327	indien CAT=II
BRON =	0	indien WANDELAAR (niet geschat, maar gekozen)
	-0.0271	indien KANO
	-0.0258	indien MOTOR
	-0.0603	indien RUBBER
	0.0332	indien ZEIL

Contrasten

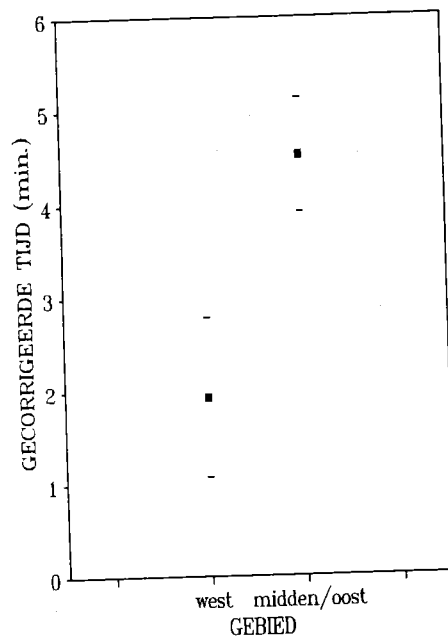
Uit de contrasten blijkt dat er significante verschillen ($P \leq 0.05$) in REACTIETIJD zijn tussen de bronnen. De berekende gemiddelden waren achtereenvolgens: kano 3 minuut 15 sec, wandelaars 4 minuut 42 sec, rubberboten 52 sec, zeilboten 6 minuut 37 sec en motorboten 2 minuut 53 sec (fig. 11). Hier zijn rubberboten significant verschillend van de andere bronnen. Dit geldt ook voor de zeilboten, behalve ten opzichte van de wandelaars. Het verschil tussen wandelaars en zeilboten is wel op $P \leq 0.1$ significant verschillend.

In het oosten en midden samen is een gemiddelde bepaald van 4 minuut 31 sec, in het westen is een gemiddelde van 1 minuut en 56 sec gevonden (fig. 12). Dit is significant verschillend ($P \leq 0.05$).

Er werden op deze manier geen significante verschillen gevonden tussen voor en na de zomer, en tussen de categorieën.



Figuur 11. Gecorrigeerde gemiddelden van REACTIETIJD uitgezet tegen de verschillende bronnen (- = 95% betrouwbaarheidsinterval).



Figuur 12. Gecorrigeerde gemiddelden van REACTIETIJD uitgezet tegen het gebied in de Waddenzee (- = 95% betrouwbaarheidsinterval).

3.3.3 Het herstel

In 51% van de volledig verstoorde groepen wordt in het geheel geen herstel waargenomen. In 22% van deze groepen werd een herstel van 10% of meer waargenomen, en in minder dan 6% was dit hoger dan 25%. Wanneer door vroegtijdig stopzetten van een proef de verstoring onvolledig was, trad in alle gevallen herstel op groter dan 10%. In 57% van deze gevallen trad meer dan 25% herstel op.

Parameters die het herstel kunnen beïnvloeden, zijn windkracht, cosinus van de verstoringshoek t.o.v. windrichting, bedekkingsgraad, tijd van de verstoring t.o.v. laagwater, KOPOP VOOR, AANTALLEN, AFSTAND 1, AFSTAND 2, gebied, CAT, DATE en BRON (de laatste drie zijn 'verplicht' opgenomen).

Het geselecteerde model is:

$$HERSTEL = a + b * AFSTAND 2 + GEBIED + DATE + CAT A of B + CAT I of II + BRON$$

(dit model verklaart 14.6% van de variantie)

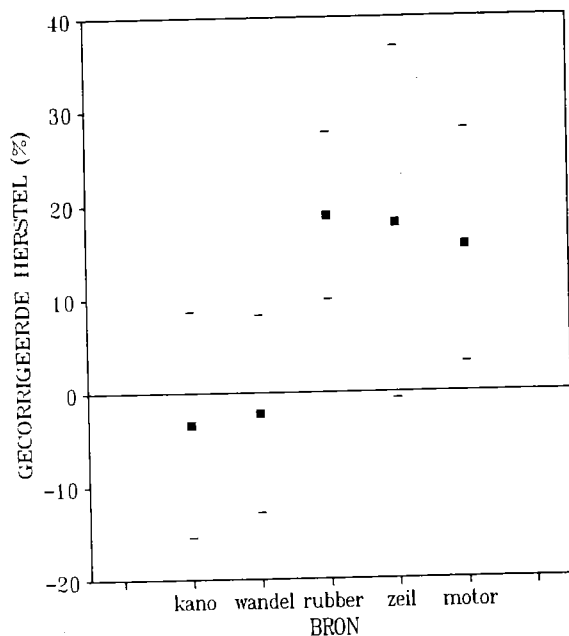
Geschatte waarden (APPENDIX B, tabel 5 voor regressiecoëfficiënten):

a =	5.47	
b =	-0.0311	
GEBIED =	0	indien west of midden (niet geschat, maar gekozen)
	-14.65	indien oost
DATE =	0	indien voorjaar (niet geschat, maar gekozen)
	3.82	indien najaar
CAT A of B =	0	indien CAT=A(niet geschat, maar gekozen)
	8.49	indien CAT=B
CAT I of II=	0	indien CAT=I
	-1.15	indien CAT=II
BRON =	0	indien WANDELAAR (niet geschat, maar gekozen)
	-0.03	indien KANO
	17.21	indien MOTOR
	21.00	indien RUBBER
	26.6	indien ZEIL

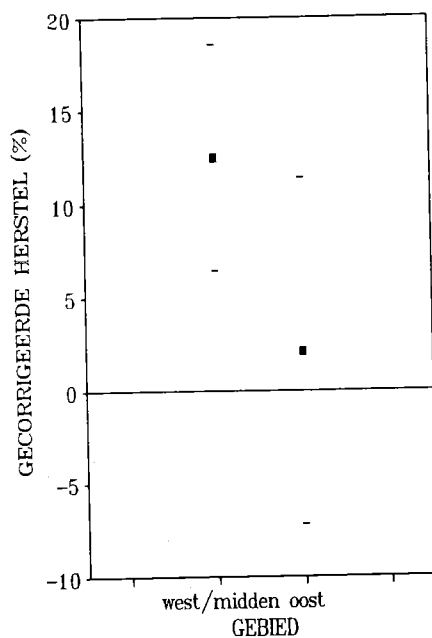
Contrasten

Uit de contrasten blijkt dat er significante verschillen ($P \leq 0.05$) in HERSTEL zijn tussen de bronnen. De berekende gemiddelden waren achtereenvolgens: kano -3.4%, wandelaars -2.3%, rubberboten 18.8%, zeilboten 18.0% en motorboten 15.6% (fig.13). Door de toegepaste correctie wordt hier zelfs negatief herstel gevonden, dit moet gezien worden als geen herstel. Volgens het model zijn rubberboten significant verschillend van de kano's en wandelaars. Het verschil tussen de kano's en wandelaars aan de ene kant, en zeil- en motorboten aan de andere kant, is op $P \leq 0.1$ significant.

In het westen en midden samen treedt een gemiddelde herstel op van 12.5% in het oosten 2.1% (fig. 14). Dit is significant verschillend ($P \leq 0.1$). Er werden op deze manier geen significante verschillen gevonden tussen voor en na de zomer en tussen de categorieën.



Figuur 13. Gecorrigeerde gemiddelden van HERSTEL uitgezet tegen de verschillende bronnen (- = 95% betrouwbaarheidsinterval).



Figuur 14. Gecorrigeerde gemiddelden van HERSTEL uitgezet tegen het gebied in de Waddenzee (- = 95% betrouwbaarheidsinterval).

KOPOP NA

Over het geheel genomen is het percentage kopop gedurende herstel, veel hoger dan voor de verstoring: gemiddeld 84% in de 10 minuten nadat de eerste zeehond terug is, tegenover 18% (sd 10%) voor de verstoring. Omdat de zeehonden maar 45 minuten na de verstoring geobserveerd zijn, is het vergelijken van kopop tussen de variabelen niet goed uit te voeren. Net na de verstoring is deze over het algemeen erg hoog en zakt langzaam naar een laag niveau. Om dit proces goed te kunnen volgen moeten de zeehonden langer geobserveerd worden. Dit was echter technisch niet mogelijk. Gezien het opkomende water konden de onderzoekers niet veel langer wachten om de verstoringsafstanden door middel van de boeien te meten.

3.4 Discussie

3.4.1 Algemeen

Hierna worden de verschillende factoren besproken die de reactie op verstoring blijken te beïnvloeden: bron, periode, ligplaatscategorie, gebied en de overige variabelen.

Figuur 4 en 5 geven de grote spreiding van de oorspronkelijke data weer. Door de modelmatige aanpak wordt deze spreiding enigszins gedempt. Bij het interpreteren van de gegevens moet onthouden worden dat de uitspraken hierdoor voor *gemiddelde* omstandigheden gelden. Extremere waarden zijn te verwachten als omstandigheden van deze gemiddelden afwijken. De geboden modellen geven aan op welke wijze de waarden kunnen veranderen.

In het algemeen moet er in dit onderzoek rekening mee worden gehouden dat is uitgegaan van de voor de onderzoekers zichtbare reactie. Wat deze zichtbare reacties betekenen in termen van bijvoorbeeld energieverlies c.q. overlevingskansen is niet zonder verder onderzoek te kwantificeren. Evenals de niet-zichtbare reacties zijn fysiologische metingen nodig om die reacties te koppelen aan de uiteindelijke effecten die verstoring zal hebben op de individuele zeehonden en uiteindelijk op de populatie.

3.4.2 Verschillen tussen de bronnen

Na correctie voor de andere factoren die een rol spelen bijvoorbeeld windkracht en aantal zeehonden, kunnen de bronnen op basis van de eerste reacties van de zeehonden in drie groepen ingedeeld worden:

- 1) de relatief kleine geruisloze bronnen: de kano's en de wandelaars. Deze kunnen vrij dicht naderen voordat de zeehonden zichtbaar reageren;
- 2) de rubberboten, die ook relatief klein zijn, maar door de motor meer opvallend. Zij veroorzaken op een grotere afstand een eerste reactie;
- 3) de twee grootste bronnen die getoetst zijn: de zeilboot en de motorboot, veroorzaken op nog grotere afstand een eerste reactie.

Tussen verstoringen uitgevoerd met dezelfde bron, ziet men zelfs na correctie nog een grote variatie in de afstand. Het model verklaart immers niet alle variantie.

Uit de indeling in deze drie groepen kan worden geconcludeerd dat de zeehonden door zowel geluid als beeld gealarmeerd worden. In concreto: hoe opvallender de bron, hoe sneller dit tot een eerste reactie zal leiden. Het is echter moeilijk te kwantificeren. Hoeveel meer geluid een bron moet produceren, of hoeveel groter een bron moet zijn om eerder een eerste reactie teweeg te brengen, blijkt niet uit dit onderzoek. Bovendien zouden andere geluiden dan die van de gebruikte motoren of het klapperen van de zeilen, ook andere reacties teweeg kunnen brengen.

De observaties van onvolledige verstoringen (niet in de resultaten gepresenteerd) laten zien dat als de verstoringbron na de eerste reactie de groep niet verder nadert of verdwijnt, de zeehonden meestal weer tot rust komen. Als de verstoring wordt doorgezet totdat de zeehonden te water gaan, worden de verschillen in reactie op de verscheidene bronnen veel kleiner. De afstand waarop alle zeehonden te water gaan is na correctie voor andere factoren (datum, afstand van de eerste reactie, bedekkingsgraad en gebied) het grootste voor een motorboot. Opvallend is dat de zeilboot die op de grootste afstand een eerste reactie veroorzaakt, de zeehonden relatief dicht kan naderen voordat ze te water gaan. De spreiding in deze gegevens is erg hoog. Bij het te water gaan, kan tussen de verschillende bronnen op basis van hun uiterlijk of geluidsproductie niet zo goed het onderscheid gemaakt worden, zoals bij de eerste reactie.

Wanneer deze verstoringafstanden vergeleken worden met eerder gepubliceerde data (tabel 2, hfdst 2.3) blijkt dat over het algemeen deze binnen de range vallen van ons onderzoek, weliswaar vaker aan de onderkant van de range van onze metingen. Verschillen in het moment van meten en onnauwkeurige metingen (onder andere schatting van afstanden) spelen hierin een rol. Opvallend lager zijn de gegevens van Alaska voor de Oost-Pacifische gewone zeehond (Murphy & Hoover 1981). In dit gebied voeren de onderzoekers tussen het ijs in lage bootjes. Het is zeer wel mogelijk dat de zeehonden ze hierdoor later in de gaten kregen. Het is overigens ook niet uit te sluiten dat de zeehonden in die gebieden meer tolereren.

De snelheid van de bronnen kan bij het te water gaan een rol spelen; dit wordt weergegeven in de reactiesnelheid. Deze kan een weergave van de tolerantie van de zeehonden zijn, als er aangenomen wordt dat de zeehonden na de eerste reactie de naderende bron 'verdragen' tot ze het water in vluchten.

De zeilboot wordt naar verhouding het langst getolereerd: er verstrijken gemiddeld 6.5 minuten tussen de eerste reactie en het te water gaan. De rubberboot vaart zo snel dat het moeilijk te onderscheiden is of er 'getolereerd' wordt. In tegenstelling tot de langzamere bronnen waar de verstoringen duidelijk gefaseerd verliepen, volgen hier de eerste reactie en het te water gaan zeer snel op elkaar.

Door het herstel te meten kan men wel een indicatie krijgen hoeveel tijd voor haul-out de zeehonden verliezen als gevolg van de verstoring. Herstel van de verstoringen is voor alle bronnen opvallend laag. Na correctie voor de verschillen tussen de gebieden en de verschillen tussen de verstoringafstanden, ziet men dat na verstoring door wandelaars of een kano nagenoeg

geen herstel optreedt. Bij de andere bronnen treedt gemiddeld tussen de 15% en 20% herstel op. Opvallend is de ommekeer: de verstoringsbronnen die de laagste verstoringsafstand tonen, hebben relatief het grootste effect. Dit wordt ook gevonden door Arts & Rijniers (1986). In het algemeen is het herstel bij hun onderzoek echter hoger. Na de verstoring worden wandelaars en kano vaak gevolgd wanneer deze van de ligplaats weggaan. Bij de andere drie bronnen is dit veel minder het geval. Het effect op het herstel is duidelijk: de zeehonden verstoord door kano of wandelaars vertoonden vrijwel geen herstel. Deze bronnen zijn in verhouding tot de overige drie ook langer bij de ligplaatsen aanwezig. Als de zeehonden eenmaal te water zijn, ziet men dat ze in veel gevallen op de verstoringsbron afkomen. De dreiging lijkt voor de zeehonden kleiner te zijn als ze in het water zijn.

Na terugkomst van de zeehonden op de bank, zijn ze in eerste instantie vrij onrustig. Dit uit zich in het percentage kopop dat gemeten wordt in de eerste tien minuten na de terugkomst van de eerste zeehond: gemiddeld 84% kopop. Dit zal ten dele ook veroorzaakt worden doordat successievelijk meer zeehonden op de zandbank aankomen. Een verhoogd kopop-percentages is ook te meten aan het begin en aan het einde van een laagwaterperiode, ook zonder verstoring (Doornbos 1980; De Glopper 1993). In de loop van het herstel neemt dit percentage langzaam af.

Extrapolatie van deze gegevens naar andere, niet onderzochte, verstoringsbronnen is met enige voorzichtigheid geoorloofd. Men kan verwachten dat de verstoringsafstand bij grotere, meer luidruchtige bronnen groter zal worden. Evenzo is te verwachten dat als de bron snel uit het beeld van de zeehonden verdwijnt, de zeehonden eerder weer op de bank zullen komen. Deze stellingen zijn uiteraard gebaseerd op de huidige beschikbare kennis. Hoeveel groter de afstand zal zijn en in welke mate het herstel verbetert, kan niet uit deze gegevens bepaald worden. Een herstel van gemiddeld 20% binnen 45 minuten is bovendien erg laag. Het is daarnaast de vraag of voor snellere bronnen geen additionele mechanismen werken, zoals een paniek-effect, waarbij de zeehonden helemaal worden verjaagd.

Voor het vaststellen van de kritische afstand waarop de zeehonden benaderd kunnen worden zouden in principe twee maatstaven gebruikt kunnen worden: òf de afstand waarop een eerste reactie plaatsvindt, of de afstand waarop de zeehonden te water gaan. Door het herstel te meten kan men een indicatie krijgen hoeveel tijd voor haul-out de zeehonden verliezen als gevolg van de verstoring. Dat is een extra argument bij de keuze tussen beide maatstaven. Hoewel de verstoringsafstanden voor bijvoorbeeld wandelaars en kano's laag zijn, is het herstel minimaal. Dit zou een argument kunnen zijn om alle verstoring met deze bronnen te voorkomen. Omdat het effect van de verschillende reacties nog niet is te bepalen, is het aan te raden de afstand bij de eerste reactie als kritische afstand te nemen. Immers er zijn aanwijzingen dat als een verstoringsbron vlak na of tijdens de eerste reactie verdwijnt, de zeehonden weer tot rust komen.

3.4.3 Verschil in periode van verstoring

Tussen de vier perioden waarin gemeten werd, vinden we geen verschillen in het gedrag van de zeehonden, behalve in de afstand waarop de zeehonden te water gaan (AFSTAND 2). Na de zomer (in september) is de afstand significant groter dan in mei. Met dit model kon geen verschil met april worden aangetoond. Dit zou op een aanpassing kunnen duiden, waarbij de zeehonden sneller op de vlucht slaan naarmate het recreatie seizoen vordert. Er zijn echter ook andere verklaringen mogelijk. De motivatie in mei om op het droge te gaan liggen kan hoger zijn dan in het najaar. Dit wordt echter niet weerspiegeld in de herstelgegevens waar men juist aanwijzingen verwacht voor de motivatie voor haul-out. Daarnaast is in september het zeewater warmer. De zeehonden zouden om deze reden met minder 'weerstand' het water in kunnen gaan. In september wordt juist de verharingsperiode afgerond. Tijdens het verstoren in september werd een aantal malen zeehonden waargenomen die nog aan het verharen waren. Maar verharing zou de vluchtafstand juist kleiner maken, omdat de motivatie van de zeehonden om in het water te gaan dan minder groot is. Immers in het algemeen blijkt dat juist in deze verharingsperiode grote aantallen zeehonden op de zandbanken liggen. Als deze veronderstellingen correct zijn, moet men vaststellen dat het effect van (negatieve) gewenning erger is dan men op deze manier meet. Aan de andere kant is het mogelijk dat de fysiologische stress van verharing de zeehonden onrustiger maakt en dat ze daarom eerder te water gaan.

Gedetailleerde gegevens over het verloop van de verharingsperiode en het eventueel afwijkend gedrag van de zeehonden op dat moment zijn echter niet beschikbaar. Met gegevens hierover zou men wellicht de hierbovenstaande hypothesen kunnen toetsen. Bovendien zouden wellicht uitspraken gedaan kunnen worden over het relatieve belang van haul-out in de verschillende perioden. Andere mogelijke redenen voor de waargenomen verschillen tussen verschillende perioden worden hierna besproken.

3.4.4 Verschil in ligplaatscategorieën

Voor de indeling van de ligplaatsen in categorieën is gebruik gemaakt van de beschikbare kennis. Noodgedwongen kon voor de indeling van zowel de verstoringscategorieën (A en B) als de sociale categorieën (I en II) geen rekening gehouden worden met eventuele verschillen in de loop van het jaar.

Omdat zowel het recreatieve als het beroepsmatige gebruik van de Waddenzee vooral in de zomermaanden plaatsvindt, is het mogelijk dat de verschillen tussen meer en minder verstoorte gebieden na de zomer anders zijn dan ervoor. Een ander aspect dat de aandacht verdient is dat de hele Waddenzee een bepaald niveau van verstoring heeft (Doornbos 1980; Van Wieren 1981; Rubertus 1983). De verschillen tussen meer en minder verstoorte gebieden zijn hierdoor wellicht te subtiel om verschillen in reacties duidelijk te kunnen meten.

Ook in de sociale categorieën kunnen veranderingen in de loop van het jaar verwacht worden. In het voorjaar zijn nog geen jongen geboren; na circa 10

augustus 1993 waren de meeste jongen gespeend. Veelal uit *ad hoc* gegevens blijkt dat na het spenen de jongen ongeveer twee weken veel haul-out gedrag vertonen. Daarna worden ze gedurende zes weken praktisch niet waargenomen op de zandplaten. Bij een schatting gemaakt aan de hand van het moment van de geboortenpiek is bepaald dat het grootste gedeelte van de in 1993 geboren en nog in de Waddenzee levende jongen rond 20 september weer op de banken zou komen.

Dit kan een verklaring zijn voor de grotere afstand bij het te water gaan in september vergeleken bij die in mei. De aanwezige jongen zouden niet de ervaring hebben van de volwassenen en eerder besluiten te water te gaan. In andere gebieden blijken deze ook sneller te reageren op verstoring (Alaska: Murphy & Hoover 1981; Californië: Allen *e.a.* 1984).

Hoewel jonge zeehonden bekend staan om hun grote migratie in die periode van zes weken na het spenen, blijkt uit eigen waarnemingen en ervaring in andere gebieden (m.n. Schotland, persoonlijke mededeling P.Thompson) dat het merendeel van de jongen wel migreert, maar binnen een straal van 50 km blijft. In de Waddenzee zou dit tot een zekere herverdeling over de ligplaatsen kunnen leiden. Deze (her)verdeling zou het onderscheid dat in dit onderzoek gemaakt is tussen wel en geen zoogplaats, kunnen verdoezelen.

Ondanks de onnauwkeurigheden bij de verdeling van de ligplaatsen in categorieën, wordt er voor de verstoringsafstand bij het te water gaan (AFSTAND 2) een verschil waargenomen op ligplaatsen waar doorgaans geen jongen worden geboren (cat I): in minder verstoorde gebieden (cat AI) is de verstoringsafstand significant hoger dan in meer verstoorde gebieden (cat BI). Omdat er buiten de zoogperiode is gemeten, kan dit verschil niet direct worden toegeschreven aan de afwezigheid van jongen en/of hun moeders. Wel is er bij de indeling van de ligplaatsen in de zoogplaats-categorieën van uitgegaan dat de 'zoogplaatsgebieden' gebieden zijn die met name door de zwangere en zogende vrouwtjes gebruikt worden. In de overige gebieden komt die groep tijdens de geboorte- en zoogperiode weinig voor.

Uit het resultaat van het onderzoek zou men kunnen afleiden dat als gevolg van regelmatige verstoring de zeehonden die geen jongen krijgen of hebben, op minder grote afstand te water gaan. Dit zou op gewenning kunnen duiden. Proeven met herhaalde verstoring zouden dit kunnen aantonen. Aangenomen dat zich inderdaad meer vrouwtjes in de 'zoogplaatsgebieden' bevinden, kan men verklaren dat deze later te water gaan omdat haul-out voor deze groep van groot belang is.

Er zijn geen significante verschillen gevonden tussen de zoogplaatsen en niet-zoogplaatsen. Het is mogelijk dat als er nauwkeuriger onderscheid gemaakt kan worden tussen de sociale groepen, verschillen in reacties bepaald zouden kunnen worden. Dit is met name van belang als bepaalde sociale groepen erg gevoelig voor verstoring zouden blijken te zijn.

3.4.5 Verschil tussen gebieden

Verschillen die waargenomen worden tussen de gebieden in de Nederlandse Waddenzee, komen overeen met de waargenomen oost-west-gradiënten in vervuiling (algemene gezondheidstoestand) en verstoring. De zeehonden vertonen, voor de proefverstoring, gemiddeld meer kopop in het oosten. Blijkbaar zijn de zeehonden in het oosten meer alert en hebben hierdoor misschien de verstoringbron eerder door. Omdat dit niet in het model voor AFSTAND 1 is opgenomen, werd het verschil tussen deze gebieden niet bij deze variabele getoetst. Opvallend is dat diezelfde 'onrustige' dieren niet noodzakelijk eerder te water gaan. De reactietijd is significant hoger in het oosten. Dit duidt erop dat de tolerantie hoger is en daarom de afstand waarop de zeehonden te water gaan, kleiner is in dit gebied. Het herstel is daarentegen bij de 'intolerante' groep in het westen significant hoger.

Als dit algemeen geldig is, kan het een sleutel zijn om gedrag bij verstoringen te voorspellen. Mits dit goed wordt onderbouwd, zou aan de hand van kopop, de reactie van zeehonden op de verstoring voorspeld kunnen worden. Om deze stelling te bewijzen zou echter eerst meer onderzoek uitgevoerd moeten worden.

3.4.6 Andere variabelen

Aantallen

Uit het eerste model (kopop) blijkt dat het aantal zeehonden op een plaat een significant effect heeft op het percentage kopop in rusttoestand (uit het model, 0.25 minder kopop per zeehond die erbij komt). Dit heeft gevolgen voor de eerste reactie, die later komt naarmate de groep groter wordt. Te verwachten is dat ook bij AFSTAND 2 (te water) het aantal zeehonden in de groep een rol speelt. In het model voor AFSTAND 2 wordt indirect hiervoor gecorrigeerd, omdat AFSTAND 1 (de eerste reactie) in het model is opgenomen. De effecten van groepsgrootte op de reactie van de zeehonden zouden daarom in een aparte proef getoetst moeten worden, waarbij ook vooral extreem grote en kleine groepen op hun reactie getoetst worden.

Wind en bedekking

In tegenstelling tot wat werd verwacht, is met deze modellen geen significant effect gevonden van windrichting ten opzichte van de richting waaruit de verstoringbron nadert. Bij de proefopzet is niet specifiek beoogd de effecten hiervan aan te tonen, waardoor niet genoeg gegevens over variatie in de windrichting beschikbaar zijn om de effecten hiervan op de reactie te toetsen.

Sterkere windkracht en hogere bewolgingsgraad hebben een negatieve invloed op de afstand waarop de zeehonden respectievelijk een eerste reactie vertonen en te water gaan. Mogelijk is dat met 'slechter' weer de zeehonden minder goed de verstoringbronnen kunnen horen of zien. Ook hier ontbreken extreme waarden; bijvoorbeeld boven windkracht 6 kon geen proef uitgevoerd worden.

3.5 Conclusies

In het verloop van de verstoring van zeehonden kunnen verschillende fasen worden onderscheiden:

- 1) rust,
- 2) eerste reactie,
- 3) vlucht (de zeehonden gaan te water),
- 4) herstel.

In rust vertonen de zeehonden in de Waddenzee gemiddeld 15-20% kopop. Bij nadering van een verstoringsbron vertonen de zeehonden eerst een toename van dit gedrag (*eerste reactie*). Als de zeehonden dan verder worden benaderd, gaan ze tenslotte *te water*. Bij verdwijning van de bron kan herstel optreden; een deel van de zeehonden komt dan terug op de zandbank.

Voor het vaststellen van de kritische afstand waarop de zeehonden benaderd kunnen worden, zijn in dit onderzoek twee maatstaven gebruikt: de afstand waarop een eerste reactie plaatsvindt en de afstand waarop de zeehonden te water gaan. Geen van beide maten kan direct gekoppeld worden aan effecten op middellange en lange termijn op de zeehonden. Door het herstel te meten kan men evenwel een indicatie krijgen hoeveel minder tijd de zeehonden op de plaat kunnen doorbrengen ten gevolge van de verstoring.

Het blijkt dat als op het moment van de eerste reactie de verstoring niet doorgezet wordt, de zeehonden weer tot rust komen. De verstoringsafstanden waarop deze eerste reactie plaatsvindt, verschillen en zijn afhankelijk van de bron waarmee verstoord wordt. Hierbij lijken zowel het beeld als het geluid van de bron een rol te spelen. De kleine geruisloze bronnen -wandel-aars en kano's- kunnen het dichtst naderen voordat een eerste reactie wordt waargenomen. De getoetste rubberboten veroorzaken op een grotere afstand een eerste reactie. De grootste afstand bij de eerste reactie van zeehonden is gemeten voor de zeil- en motorboten.

De verschillen tussen de bronnen in verstoringsafstand waarbij de zeehonden te water gaan, zijn minder duidelijk. Voor een motorboot is die het grootst, terwijl tussen de andere bronnen geen significante verschillen waargenomen werden. Wanneer deze afstand als grens gehanteerd zou worden, is te verwachten dat onder gemiddelde omstandigheden, een groot gedeelte van de zeehonden te water zal gaan.

Het herstel nadat de zeehonden te water zijn gegaan, is slecht. Het gemiddelde voor de verschillende bronnen lag tussen de 0 en 20%. In meer dan de helft van alle gevallen trad in dit onderzoek in het geheel geen herstel op. Bij de 'kleine, langzame' bronnen treedt nagenoeg geen herstel op. Het herstel bij de grotere, snellere bronnen is niet veel beter. Gedurende de 45 minuten na de verstoring werd maar 15-18% van de theoretisch beschikbare haul-out-tijd benut.

Onder de huidige omstandigheden -een nog kleine populatie, een te hoge jeugdmortaliteit en een te laag geboortenpercentage- wordt aanbevolen

voor de begrenzing van de gebieden uit te gaan van de afstand behorend bij de eerste reactie als gevolg van de 'zwaarste' verstoringsbron. Met een betrouwbaarheid van 95% betekent dit een afstand van 1200 meter. Hierbij dient nog te worden aangetekend dat bij het bepalen van gemiddelde verstoringsafstanden de ruwe data gecorrigeerd zijn aan de hand van regressiemodellen. Als gevolg hiervan krijgt men een beeld van gemiddelde omstandigheden die natuurlijk lager zijn dan de hoogste gemeten waarden.

Naast de verstoringsbronnen zijn er andere factoren die de reactie van de zeehonden op verstoring beïnvloeden. Een belangrijke bevinding is dat o.a. de diverse sociale groepen waartoe de zeehonden behoren, onder invloed van verschillen in verstoringsdruk, verschillen in reactie vertonen. Hierbij lijken vrouwtjes die zwanger zijn, of in dat jaar zijn geweest, geen gewenning te vertonen voor verstoring. In andere groepen ziet men dat in gebieden met veel verstoring de afstand voor het te water gaan kleiner is.

Het onderscheid tussen de sociale groepen werd, evenals het onderscheid tussen de verschillen in verstoringsdruk, gemaakt op basis van ervaringen van mensen die het gebied kennen. Dat geeft een indirecte maat. De bevindingen dienen dan ook als een aanwijzing gezien te worden. Verder onderzoek, waarbij zowel de verstoringsdruk als het onderscheid tussen de verschillende zeehondengroepen centraal staan, kan pas uitwijzen in welke mate sommige groepen gevoeliger zijn dan andere groepen.

Het percentage kopop in een groep is geen absolute maat voor de algemene rust of onrust die in een groep heerst. Kleinere groepen vertonen onder andere relatief meer kopop. Het komen en gaan van zeehonden op de plaat veroorzaakt ook een toename hierin. Wel is de plotselinge, grote toename in kopop op het moment dat de zeehonden te dicht benaderd worden door een verstoringsbron, een duidelijke aanwijzing voor een eerste reactie. Om de 'onrust' te kunnen kwantificeren ook als er geen verstoring is, is het gebruik van fysiologische parameters zoals hartslag of andere indicatoren van vooral chronische stress, bijvoorbeeld de hormoonspiegel, eerder aan te raden.

De mate van onrust in een ongestoorde groep zou een mogelijkheid kunnen bieden om de reactie van de zeehonden op een verstoring te voorspellen. In het oostelijke Waddengebied bijvoorbeeld ziet men dat de dieren onrustiger zijn en dat ze bij verstoring eerder een eerste reactie vertonen, later te water gaan en het herstel slechter is dan bij zeehonden in de westelijke Waddenzee.

4 ALGEMENE CONCLUSIES

Dit onderzoek heeft tot doel een veilige afstand te bepalen waarop zeehonden genaderd kunnen worden zonder dat zichtbare verstoring optreedt. Er is nauwelijks kennis van de effecten van verstoring op de zeehondenpopulatie en dus is er geen fysiologische maat beschikbaar om gevolgen van verstoring te meten. In dit onderzoek is daarom voor het meten van invloed van verstoring uitgegaan van zichtbare veranderingen in het gedrag van zeehonden.

Uit literatuuronderzoek blijkt dat als gevolg van verstoring naast jeugdsterfte, ook stress, afwijkend habitatgebruik en emigratie, kunnen optreden. Zeehonden vormen -zeker in de geboorte-, zoog- en paartijd (juni-september)- sociale groepen die eisen stellen aan hun habitat. Deze eisen, maar ook de samenstelling van die groepen en fysiologische en/of energetische gevolgen van verstoring, zijn essentiële leemten in de kennis die nodig is om de effecten van verstoring op de zeehondenpopulatie te kunnen taxeren. Uit het literatuuronderzoek blijkt namelijk dat de mate waarin verstoring een effect heeft op de zeehondenpopulatie met de huidige kennis niet kan worden aangetoond.

Het veldonderzoek toont aan dat als een verstoring niet wordt doorgezet op het moment van een eerste zichtbare reactie van de zeehonden, de zeehonden korte tijd later weer tot rust komen. Als de verstoringsbron wel dichterbij komt totdat de dieren te water gaan, is het herstel klein. Hierom is aan te raden de zogenaamde eerste reactie als grens te hanteren, wil men de gevolgen van verstoring op de zeehondenpopulatie tot een minimum beperken. Er wordt een grote variatie in de verstoringsafstand bij de eerste reactie gemeten. Dit is deels te verklaren door de verstoringsbron; kleine geruisloze bronnen kunnen de zeehonden dichterbij naderen. Echter, juist bij deze bronnen wordt nagenoeg geen herstel waargenomen.

Ten aanzien van de zeehondenpopulatie spelen drie punten een belangrijke rol. Ten eerste is als gevolg van de vroegere jachtdruk en de nog steeds aanwezige effecten van watervervuiling de populatie gewone zeehonden nu nog klein, en daarom gevoelig voor elke extra belasting, dus ook verstoring. Ten tweede wordt ondanks de hoge jeugdsterfte en lage reproductiepercentage een groei van de zeehondenpopulatie in de komende jaren verwacht. Ten derde wordt er ook een toename van het menselijk gebruik van de Waddenzee, hun habitat, verwacht.

Op grond van deze constatering is in feite sprake van een populatie-ontwikkelingstraject waarvan het verloop op dit moment niet geheel voorspelbaar is. Dit pleit voor:

1. *Grote voorzichtigheid bij het bepalen van de begrenzing van gebieden.* Voor de begrenzing van de gebieden wordt onder de huidige omstandigheden waarin de populatie verkeert -een kleine populatie, een hoge jeugdmortaliteit en een te laag reproductiepercentage- aanbevolen uit te gaan van de

afstand van de eerste reactie als gevolg van de 'zwaarste' verstoringsbron. Met een betrouwbaarheid van 95% betekent dit een afstand van 1200 meter. Hierbij dient nog te worden aangetekend dat deze waarde door het gebruikte statistisch model genivelleerd is, met betrekking tot extreme waarden.

2. Meer onderzoek naar de effecten van verstoring op de populatie

Te verwachten is dat er in de toekomst meer vraag komt naar kennis van de effecten van verstoring. In het bijzonder is onderzoek nodig naar o.a. verschillen in gevoeligheid tussen diverse sociale groepen, de verspreiding van deze groepen, de fysiologische reacties op verstoring en 'stress-niveau' in de diverse kolonies. Daarmee worden extra gegevens verzameld die essentieel zijn ter onderbouwing van een gedifferentieerd beheer. Deze gegevens kunnen verder dienen als instrument 1) voor monitoring van verstoringsinvloeden bij toekomstige ontwikkelingen van de zeehondenpopulatie en het menselijk gebruik van de Waddenzee en 2) ter toetsing van genomen beheersmaatregelen.

Echter ook zonder duidelijkheid over deze effecten is het momenteel gerechtvaardigd de gehele populatie zo goed mogelijk te beschermen tegen verstoring.

DANKWOORD

Wegens de grootschaligheid van het veldonderzoek zou het niet mogelijk zijn geweest de vele gegevens te verzamelen zonder de medewerking van een groot aantal vrijwilligers, de bemanning van de drie NBLF-schepen op de Waddenzee, medewerkers van Rijkswaterstaat, collega's van het IBN, medewerkers van de Geologische Diensten, verschillende zeilboot- en kano-eigenaren.

Op de eerste plaats willen we Koos Zegers en Anke de Glopper bedanken; zij hebben een deel van de organisatie op zich genomen. Ten tweede bedanken we Hans van Biezen voor zijn statistische inbreng. Daarnaast was het inzicht van Bert van der Werf zeer welkom, dank daarvoor! Hans Schoonheden en Piet-Wim van Leeuwen, bedankt voor de technische ondersteuning. Dank jullie wel: Aad, Berber, Caroline, Cleo, Ditta, Elbert, Els, Erik, Gert, Henk, Jacob, Marcus, Mark, Mike, Nick, Nico, Paula, Peet, Peter, Peter, Piet, Piet Wim, Sjoerd, Stef en Vic, voor de vrijwillige(rs) hulp; het onvoorwaardelijk, zelfs bij het ochtendgloren of slecht weer, klaarstaan om zeehonden gade te slaan, maar ook voor al het andere, m.n. de plezierige sfeer. André, Bert, Dirk, Gribbert, Halbe, Jan, Jan, John en Klaas, bedankt. Het is jullie gelukt onze werk- en vaarschema vrijwel volledig uit te voeren, ondanks de tegenslagen. Even belangrijk was de gastvrijheid die jullie ons hebben geboden, ook daarvoor ontzettend bedankt. Jan Abrahamse, Peter Ahrends, Norbert Dankers, Willem Hart, Sieb Kemme, Jan Knippenberg, Herman Sips, Aad Sleutel, Cor Smit, Emiel Voets bedankt voor de kano- en zeil-inspanningen, en het inzetten van jullie boten buiten het seizoen ten behoeve van dit onderzoek. Obe Dijkstra, Jaap de Bruin en de overige bemanning van de 'Antares' van Rijkswaterstaat, bedankt voor het lenen van het materiaal en de hulp bij het bedenken van mogelijkheden om afstanden te meten.

André Meijboom, Ditta Ries, Gert de Jong, Hans van Biezen, Jeroen Creuwels, Norbert Dankers en vooral Eric Hercules, bedankt voor het lezen van eerdere versies van dit rapport!

5 LITERATUUR

- Allen, S.G. 1985. Mating behaviour in the Harbor Seal. *Mar. Mamm. Sci.* 1: 84-87.
- Allen, S.G., D.G. Ainley & G.W. Page 1980. Haul-out patterns of harbor seals in Bolinas Lagoon, California. Report to U.S. Marine Mammal Commission, MM8AC012 31p.
- Allen, S.G., D.G. Ainley, G.W. Page & C.A. Ribic 1984. The effect of disturbance on harbor seal haul-out patterns at Bolinas Lagoon, California. *Fishery Bulletin* 82: 493-500.
- Arts, B. & J. Rijniers 1986. De invloeden van verstoringen op de zeehondenpopulatie in de Nederlandse Waddenzee. De broedbiologie van de gewone zeehond (*Phoca vitulina*) in gevangenschap. Intern rapport. Rijksinstituut voor Natuurbeheer, Texel.
- Boulva, J. & I.A. McLaren 1979. Biology of the Harbor Seal, *Phoca vitulina*, in Eastern Canada. *Dept. Fish. Oceans Bull.* 200.
- Bruning, H.A. 1982. Analysis of the present state of the recreational activities in the area of the Dutch Wadden Sea. In: G.Luck & H.Michaelis (eds), *Ecological effects of tourism in the Wadden Sea*. Schriftenreihe des Bundesministeriums für Ernährung, Landwirtschaft und Forsten, Heft 275: 24-62.
- Dietrich, K. & C. Koepff 1986. Erholungsnutzung des Wattenmeeres als Störfaktor für Seehunde. *Natur und Landschaft* 61: 290-292.
- Doornbos, G. 1980. Gedrag van zeehonden (*Phoca vitulina* L.) in het stroomgebied van de Oude Lauwers (Oostelijke Waddenzee) in 1978. RIN-Rapport 80/1.
- Drescher, H.E. 1978a. Pup production, weaning and nursing season of the harbour seal, *Phoca vitulina*, in the Wadden Sea of Schleswig-Holstein (Germany). *ICES C.M.* 1978/N:12.
- Drescher, H.E. 1978b. Hautkrankheiten beim Seehund, *Phoca vitulina* Linné, 1758, in der Nordsee. *Säugetierk. Mitt.* 26: 50-59.
- Drescher, H.E. 1979a. Spatial distribution of the harbour seal in the Wadden Sea during the breeding season. *ICES C.M.* 1979/N:6.
- Drescher, H.E. 1979b. Biologie, Ökologie und Schutz der Seehunde im schleswig-holsteinischen Wattenmeer. *Beiträge zur Wildbiologie* 1:1-73
English translation: *Can. Trans of Fish. Aquat. Sci.* No 4635.
- Feltz, E.T. & F.H. Fay 1966. Thermal requirements in vitro of epidermal cells from seals. *Cryobiology* 3: 261-264.
- Fogden, S.C.L. 1968. Suckling behaviour in Grey seal (*Halichoerus grypus*) and the northern elephant seal (*Mirounga angustirostris*). *J. Zool. Lond.* 154: 415-420.
- Fogden, S.C.L. 1971. Mother-young behaviour at Grey seal breeding beaches. *J. Zool. Lond.* 164: 61-92.
- Fransz, H.G. & P.J.H. Reijnders 1978. Estimation of birth rate and juvenile mortality from observed numbers of juveniles in a seal population with normally dispersed reproduction. *ICES C.M.* 1978/n: 7.
- Geraci, J.R. & D.J. St. Aubin 1980. Offshore Petroleum Resource Development and Marine Mammals: a Review and Research Recommendations. *Mar. Fish. Rev.* November 1980 pp. 1-12.

- Glopper, A. de 1993. Vergelijkend onderzoek naar het gedrag van de gewone zeehond (*Phoca vitulina vitulina*) met betrekking tot verstoring. Stage-verslag, IBN-DLO Texel.
- Griffin, J.F.T. 1989. Stress and immunity: a unifying concept. *Vet. Imm. Immunopath.* 20: 263-312.
- Härkönen, T.J. 1987. Influence of feeding on haul-out patterns of harbour seals and size of subpopulations. Proefschrift Universiteit Göteborg. Dept. Zool., Sweden.
- Hart, J.S. & L. Irving 1959. The energetics of harbor seals in air and in water with special consideration of seasonal changes. *Can. J. Zool.* 37: 447-457.
- Jeppesen, J.L. 1987. Impact of human disturbance on home range, movements and activity of red deer (*Cervus elaphus*) in a Danish environment. *Dan. Rev. Game Biol.* 13:1-38
- Jungius, H. & U. Hirsch 1979. Herzfrequenzänderungen bei Brutvögeln in Galapagos als Folge von Störungen durch Besucher. *J. Orn.* 120: 229-310.
- Klinkhart, E.G. 1967. Birth of a harbour seal pup. *J.Mamm.* 677.
- Kovacs, K.M., K.M. Jonas & S.E. Welke 1990. Sex and age segregation by *Phoca vitulina concolor* at haul-out sites during the breeding season in the Passamaquoddy Bay region, New Brunswick. *Mar. Mamm. Sci.* 6: 204-214.
- Kriebler, M. & C. Barrette 1984. Aggregation behaviour of harbour seals at Forillon National Park, Canada. *J. Anim. Ecol.* 53: 913-928.
- Lawson, J.W. & D. Renouf 1985. Parturition in the Atlantic harbor seal, *Phoca vitulina concolor*. *J. Mamm.* 66: 395-398.
- Ling, J.K. 1970. Pelage and moulting in wild mammals with special reference to aquatic forms. *Q. Rev. Biol.* 45: 16-54.
- Møhl, B. 1968. Auditory sensitivity of the common seal in air and water. *J. Audit.Res.* 8: 27-38.
- Murphy, E.C. & A.A. Hoover 1981. Research study of the reactions of wildlife to boating activity along Kenai Fjords coastline. Report to the National Park Service No. CX-9000-8-0151.
- Myrberg, A.A. Jr. 1990. The effect of man-made noise on the behaviour of marine mammals. *Environm. Int.* 16: 575-586.
- Newby, T.C. 1973. Observations on the breeding behavior of the harbor seal in the state of Washington. *J. Mamm.* 54: 540-543.
- Pauli, B.D. & J.M. Terhune 1987a. Meteorological influences on harbour seal haul-out. *Aq. Mamm.* 13: 114-118.
- Pauli, B.D. & J.M. Terhune 1987b. Tidal and temporal interactions on harbour seal haul-out patterns. *Aq. Mamm.* 13: 93-95.
- Reijnders, P.J.H. 1972. Onderzoek naar levensomstandigheden en gedrag van de zeehond (*Phoca vitulina L.*) in het reservaat "Eierlandse gat". Scriptie Natuurbeheer L.H. Wageningen ALH 72. 31.
- Reijnders, P.J.H. 1976. The harbour seal (*Phoca vitulina*) population in the Dutch Wadden Sea: size and composition. *Neth. J. Sea Res.* 10: 223-235.
- Reijnders, P.J.H. 1978. Recruitment in the harbour seal (*Phoca vitulina*) population in the Dutch Wadden Sea. *Neth. J. Sea Res.* 12: 164-179.
- Reijnders, P.J.H. 1980. Organochlorine and heavy metal residues in harbour seals from the Wadden Sea and their possible effects on reproduction. *Neth. J. of Sea Res.* 14(1): 30-65.
- Reijnders, P.J.H. 1981. Management and conservation of the harbour seal (*Phoca vitulina*) population in the international Wadden Sea area. *Biol.Conserv.* 19: 213-221.

- Reijnders, P.J.H. 1982. Threats to the harbour seal population in the Wadden Sea. In: P.J.H. Reijnders & W.J. Wolff (eds), *Marine Mammals of the Wadden Sea*, Balkema, Rotterdam; 38-47.
- Reijnders, P.J.H. 1986. Reproductive failure in Common Seals feeding on fish from polluted coastal waters. *Nature* 324: 456-457.
- Reijnders, P.J.H. 1989. The recent virus outbreak amongst harbour seals in the Wadden Sea: possible consequences for future population trends. *Wadden Sea News Letter* 1: 10-12.
- Reijnders, P.J.H. 1992. Retrospective population analysis and related future management perspectives for the harbour seal, *Phoca vitulina*, in the Wadden Sea. *Neth.Inst.Sea Res. Publ.Ser. No. 20*: 193-197.
- Reijnders, P.J.H., I.M. Traut & E.H. Ries 1990. Verkennend onderzoek naar de mogelijkheden voor het terugzetten van gerevalideerde zeehonden, *Phoca vitulina*, in de Oosterschelde. Rapport 90/10, Rijksinstituut voor Natuurbeheer 36p.
- Reijnders, P., S. Brasseur, J. van der Toorn, P. van der Wolf, I. Boyd, J. Harwood, D. Lavigne & L. Lowry 1993. *Seals, Fur Seals, Sea Lions, and Walrus*. IUCN, Gland, Switzerland.
- Renouf, D. L., Gaborko, G. Galway & R. Finlayson 1981. The effect of disturbance on the daily movements of harbour seals and grey seals between the sea and their hauling grounds at Miquelon. *App. Anim. Ecol.* 7: 373-379.
- Renouf, D. & J.W. Lawson 1986. Harbour seal vigilance: watching for predators or mates?. *Biol. Behav.* 11: 44-49.
- Ronald, K. & Thomson C.A. 1981. Parturition and postpartum behaviour of a captive harbour seal, *Phoca vitulina*. *Aq. Mamm.* 8: 79-90.
- Rubertus, R.P. 1983. Observations on a colony of common seals (*Phoca vitulina*) in July 1982. Rapport to the European Commission (Proj. nr. ENV. 616N) Rijksinstituut voor Natuurbeheer, Arnhem.
- Sapolsky, R.M. 1990. Stress in freier Natur. *Spektrum der Wissenschaft*, März 1990: 114-121.
- Schneider, D.C. & P.M. Payne 1983. Factors affecting haul-out of harbour seals at a site in southeastern Massachusetts. *J.Mamm.* 64:518-520.
- Steveler, G.P. 1979. Distribution, population ecology and impact susceptibility of the harbour seal in Glacier bay, Alaska. Report to National Park Service Juneau, Alaska.
- Stirling, I. 1974. Midsummer observations on the behaviour of wild polar bears (*Ursus maritimus*). *Can. J. Zool.* 52: 1191-1198.
- Sullivan, R.M. 1981. Aquatic displays and interactions in harbor seals, *Phoca vitulina*, with comments on mating systems. *J. Mamm.* 62: 825-831.
- Sullivan, R.M. 1982. Agonistic behavior and dominance relationships in the harbour seal, *Phoca vitulina*. *J. Mamm.* 63: 554-569.
- Swart R.L. de, I.K.G Visser, P.S. Ross, P.J.H. Reijnders, F.G.C.M. Uytdehaag, J.G. Vos & A.D.M.E. Osterhaus 1992. The influence of environmental contaminants on the functioning of the immune system of pinnipeds. *Neth. Inst. Sea Res. Public. Ser. No. 20*: 295-297.
- Swart R.L. de, P.S. Ross, L.J. Vedder, H.H. Timmerman, S. Heisterkamp, H. Loveren Van, J.G. Vos, P.J.H. Reijnders & A.D.M.E. Osterhaus 1994. Impairment of immune function in harbour seals (*Phoca vitulina*) feeding on fish from polluted waters. *Ambio* 23: 155-159.
- Terhune, J.M. 1979. Influence of vessel noises on underwater vocal activity

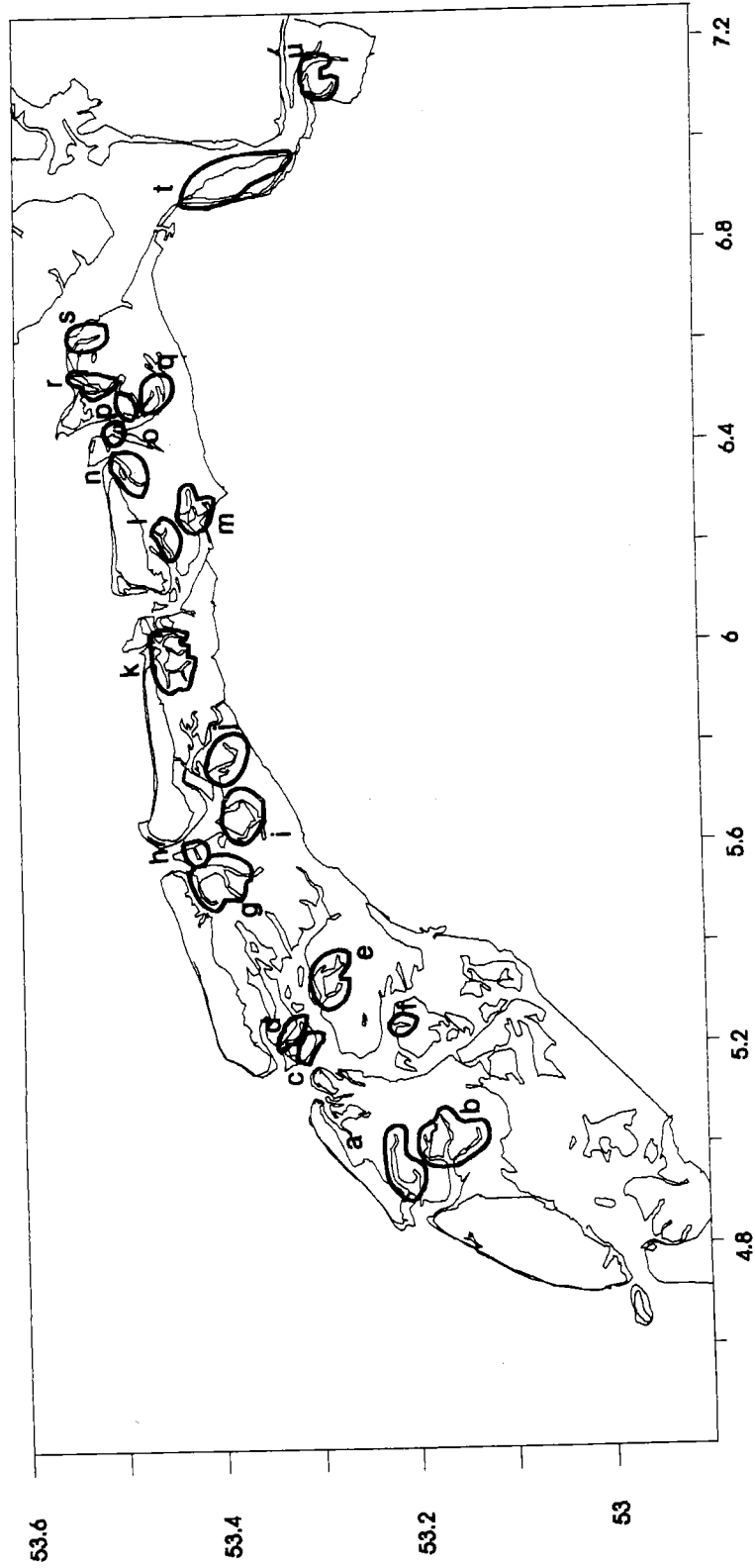
- of harp seals. Can. J. Zool. 57: 1337-1338.
- Terhune, J.M. 1985. Scanning behaviour of harbour seals on haul-out sites. J. Mamm. 66: 392-395.
- Thiel M., G. Nehls, S. Brager & J. Meissner 1992. The impact of boating on the distribution of seals and moulting ducks in the Wadden Sea of Schleswig-Holstein. Neth. Inst. Sea Res. Public. Ser. No.20: 221-233.
- Thompson, P.M. 1989. Seasonal changes in the distribution and composition of common seal (*Phoca vitulina*) haul-out groups. J. Zool., Lond. 217: 281-294.
- Thompson, P.M. & P. Rothery 1987. Age and sex differences in the timing of moult in the common seal, *Phoca vitulina*. J. Zool., Lond. 212: 597-603.
- Thompson, P.M., M.A. Fedak, B.J. McConnell & K.S. Nicolas 1989. Seasonal and sex-related variation in activity patterns of common seals (*Phoca vitulina*). J. Appl. Ecol. 26: 521-535.d
- Thompson, P.M., D. Miller, R.D. Cooper & P.S. Hammond 1994. Changes in the distribution and activity of female harbour seals during the breeding season: implications for their lactation strategy and mating patterns. J. Anim. Ecol. 63: 24-30.
- Venables, U.M. & L.S.V. Venables 1955. Observations on a breeding colony of the seal *Phoca vitulina* in Shetland. Proc. Zool. Soc., Lond. 125: 521-531.
- Venables, U.M. & L.S.V. Venables 1957. Mating behaviour of the seal *Phoca vitulina* in Shetland. Proc. Zool. Soc., Lond. 128: 387-396.
- Venables, U.M. & L.S.V. Venables 1959. Vernal coition of the seal *Phoca vitulina* in Shetland. Proc. Zool. Soc., Lond. 132: 665-669.
- Wada, K. 1969. Sanriku-oki no ottosei no kaiyu ni tsuite. Tokai-ku Suisan Kenkyusho Kenkyo Hokoku, 58: 19-82. (Migration of northern fur seal along the coast of Sanriku. Fish. Res. Bd. Can. Transl. Series no. 1682)
- Wieren, S.E. van 1981. Broedbiologie van de gewone zeehond, *Phoca vitulina*, in het Nederlandse Waddengebied. Studentenrapport Rijksinstituut voor Natuurbeheer, Texel.
- Wilson, S. 1994. The Tees seals programme. Monitoring report No.5, prepared for Teesside Development Corporation/Cleveland. INCA, 69p.
- Wipper, E. 1974. Jahreszeitliche Wanderungen bei Seehunden. Natur u. Museum 105: 346-350 & 375-380.
- Yochem P.K., B.S. Stewart, R.L. DeLong & D.P. DeMaster 1987. Diel haul-out patterns and site fidelity of harbor seals (*Phoca vitulina richardsi*) on San Miguel Island, California, in autumn. Mar. Mamm. Sci. 3: 323-332.

APPENDIX A. Relatieve verstoringsdruk

Tabel 1. Relatieve verstoringsdruk, uitgedrukt in de categorieën: 0 = geen, 1 = weinig, 2 = matig, 3 = veel; percentage van de totale aantal zeehonden en het aantal jongen, geteld in 1993, in de verschillende zones in de Waddenzee (zie fig 1). Bron: interviews met de bemanning van de NBLF-schepen, Kees Dijkema en eigen waarnemingen

zone in de Waddenzee	relatieve totale verstoringsdruk	PER BRON: BEROEPSVAART					PER BRON: RECREATIE VAART					aantal zeehonden 1993	
		visserij	militaire activiteit	rijkdienst (motorkruiser)	veer- & rondvaart	bruine-vaart	rubber speedboot	zeilboot	kano	wandelaar	percentage van totaal	aantal jongen	
a	2	1-2	3	1	2		1-2	1	1	1	3.5	2	
b	1		1	2	1		1		1		3.3	1	
c	0-1					1		1			2.3	0	
d	2						2	1			1.2	0	
e	3	3		1							4.2	1	
f	0										1.5	0	
g	1	1-2		1							4.0	6	
h	3			1	3		2	2			4.2	1	
i	2	2-3	2	2	3	1	1-2	1-2	1		1.2	0	
j	2-3	2				1					5.5	10	
k	0-1	1		1							4.6	6	
l	1	0-1					2				2.2	4	
m	0-1	0-1								0-1	0.8	1	
n	1-2	1		1-2		1	1	2	2		11.1	16	
o	2	1			2						1.8	1	
p	2	2		2			2				8.7	34	
q	1	1									8.3	33	
r	2-3	1		3	2		3				12.0	34	
s	0-1	0-1		0-1							7.5	23	
t	1	0-1			1-2		1	1	1		3.0	1	
u	1	1		1				1-2	0-1		9.4	31	
Gemiddeld:	1.45										100% = 1100 dieren	205 jongen	
relatieve verstoringsdruk per bron gemiddeld over de Waddenzee (= som / 21 zones)		1.02	0.24	0.76	0.74	.26	0.76	0.62	0.31	0.36			

APPENDIX A. vervolg: kaart met verschillende gebieden



APPENDIX B. Regressiecoëfficiënten van de verschillende modellen.

Sommige van deze variabelen zijn zo beschreven dat steeds één niveau van de variabele gelijk aan nul gesteld is en de overige niveaus t.o.v. dat niveau geschat zijn.

Tabel 1. Regressie van de variabele KOPOP VOOR, het model verklaart 11% van de variantie (**= $P \leq 0.05$; *= $P \leq 0.1$).

	schatting	s.e.	t	overschrijdingskans
Constante	19.74	2.90	6.80	<.001**
gebied W tov M & O	6.56	2.78	2.36	0.021**
AANTAL	-0.241	0.111	-2.18	0.033**
voorjaar/najaar	2.53	2.22	1.14	0.259
CAT A of B	-1.14	2.60	-0.44	0.663
CAT I of II	-2.09	2.32	-0.90	0.371

Tabel 2. Regressie van de variabele AFSTAND 1, het model verklaart 44.5% van de variantie (**= $P \leq 0.05$; *= $P \leq 0.1$).

	schatting	s.e.	t	overschrijdingskans
Constante	6.315	0.230	27.42	<.001**
windkracht	-0.0780	0.0360	-2.17	0.034**
aantallen	-0.01044	0.00498	-2.09	0.040**
voorjaar/najaar	0.0797	0.0978	0.81	0.418
CAT A of B	0.090	0.110	-0.82	0.414
CAT I of II	0.062	0.101	0.61	0.542
BRON KANO	-0.047	0.162	-0.29	0.774
BRON MOTOR	0.936	0.159	5.87	<.001**
BRON RUBBER	0.393	0.142	2.76	0.008**
BRON ZEIL	0.789	0.161	4.89	<.001**

Tabel 3. Regressie van de variabele AFSTAND 2, het model verklaart 52.2% van de variantie (**= $P \leq 0.05$; *= $P \leq 0.1$):

	schatting	s.e.	t	overschrijdingskans
Constante	1.757	0.9138	1.88	0.067*
bedekking	-0.00693	0.00185	-3.75	<.001**
west+midden/oost	-0.403	0.165	-2.44	0.018**
mei	-0.278	0.176	-1.58	0.120
najaar	0.153	0.157	0.97	0.335
CAT AII	-0.147	0.195	-0.75	0.445
CAT BI	-0.433	0.193	-2.24	0.030
CAT BII	-0.009	0.234	-0.04	0.968
LN(afstand 1)	0.706	0.153	4.60	<.001**
BRON KANO	0.128	0.209	0.61	0.543
BRON MOTOR	0.405	0.228	1.77	0.082*
BRON RUBBER	0.207	0.183	1.13	0.263
BRON ZEIL	0.169	0.281	0.60	0.550

APPENDIX B. vervolg

Tabel 4. Regressie van de variabele REACTIETIJD, het model verklaart 63.1% van de variantie (**= $P \leq 0.05$; *= $P \leq 0.1$):

	schatting	s.e.	t	overschrijdingskans
Constante	-0.1787	0.0584	-3.06	0.004**
bedekking	0.000200	0.000122	1.63	0.110
west/midden+oost	0.0427	0.0109	3.92	<.001**
LN(afstand 1)	0.03516	0.00969	3.63	<.001**
voorjaar/najaar	-0.00114	0.00894	-0.13	0.899
CAT A of B	-0.00327	0.00871	-0.38	0.709
CAT I of II	-0.0028	0.0109	-0.25	0.802
BRON KANO	-0.0271	0.0128	-2.11	0.041**
BRON MOTOR	-0.0258	0.0150	-1.72	0.093*
BRON RUBBER	-0.0603	0.0120	-5.03	<.001**
BRON ZEIL	0.0332	0.0181	1.83	0.074*

Tabel 5. Regressie van de variabele HERSTEL, het model verklaart 14.6% van de variantie (**= $P \leq 0.05$; *= $P \leq 0.1$):

	schatting	s.e.	t	overschrijdingskans
Constante	5.47	8.57	0.64	0.526
west+midden/oost	-14.65	6.91	-2.12	0.039**
LN(afstand 2)	-0.0311	0.0139	-2.24	0.029**
voorjaar/najaar	3.82	5.22	0.73	0.468
CAT A of B	-1.15	5.34	-0.22	0.830
CAT I of II	8.49	6.47	1.31	0.196
BRON KANO	-0.03	7.95	0.00	0.997
BRON MOTOR	17.21	8.73	1.97	0.054*
BRON RUBBER	21.00	6.97	3.02	0.004**
BRON ZEIL	26.6	11.5	2.30	0.025**

Het bestellen van IBN-rapporten

IBN-rapporten kunnen besteld worden door overschrijving van het verschuldigde bedrag op gironummer 94 85 40 of banknummer 53.91.05.988 van het Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek (IBN-DLO) te Wageningen. Vermeld op de overschrijving het nummer van het gewenste IBN-rapport (en naam en afleveradres als die afwijken van de naam en adres op de overschrijving).

Gebruik geen verzamelgiro omdat het adres van de besteller niet op onze bijschrijving komt zodat het bestelde niet kan worden toegezonden.

- 001 M.S.S. Lavaleije & N. Dankers 1993. Voorstudie naar de effecten van de garnalenvisserij op de bodemfauna, met advies over te sluiten gebieden en uit te voeren onderzoek. 36 p. f 10,-
- 002 A.F.M. van Hees 1993. 'Tussen de Goren' bosreservaat Chaam; bossamenstelling en structuur in de steekproefcirkels. 93 p. f 25,-
- 003 G.J.D.M. Müskens & S. Broekhuizen 1993. Migratie bij Nederlandse dassen *Meles meles* (L., 1758). 33 p. f 10,-
- 004 P.F.M. Verdonschot, J.A. Schot & M.R. Scheffers 1993. Potentiële ecologische ontwikkelingen in het aquatisch deel van het Dinkelsysteem; onderdeel van het NBP-project Ecologisch onderzoek Dinkelsysteem. 128 p. f 35,-
- 005 M.A. Elbers & P.E.T. Douben 1993. Effecten van stoffen op de Nederlandse natuur; een inventarisatie. 92 p. f 25,-
- 006 J.J.W.M. Brouns, C. van der Kraan, E. Schurink, K.W. Smilde & H.J.P.A. Verkaar 1993. Saneringstechnieken in het landelijke gebied. 76 p. f 20,-
- 007 W. Schuring, A. Boekestein, K. Hulsteijn & F. Thiel 1993. De verdamping van stadsbomen; huidmondjesfrequenties en -afmetingen van enige voor het stedelijk groen interessante boomsoorten. 39 p. f 10,-
- 008 A.L.J. Wijnhoven 1993. Biologisch-ecologische studie 'De Warande' Oosterhout; de effecten van de bouw van 14 grote woonhuizen op de actuele en potentiële natuurwaarden van het zuidelijk deel van het recreatieoord 'De Warande'. 23 p. f 10,-
- 009 P.J.W. Hinssen 1993. Planning, gebruik en beheer van de stedelijke groene ruimte; een verkenning van de ontwikkelingen in de openbare groene ruimte, kwalitatief en kwantitatief, en een aanzet tot een systematiek voor de planning en evaluatie. 65 p. f 20,-
- 010 C.D. Léon 1993. Kwaliteit van en herstelparameters voor chemisch belaste ecosystemen. 185 p. f 45,-
- 011 F.J.J. Niewold 1993. Raamplan voor behoud en herstel van de leefgebieden van korhoenders (*Tetrao tetrix*) in Midden-Brabant. 158 p. f 35,-
- 012 H. Siepel et al. 1993. De internationale betekenis van Nederland voor de fauna; 1. de terrestrische fauna. 234 p. f 60,-
- 013 H.C. Greven (red.) 1993. Bermbeheer Zuid-Holland; de ontwikkeling van een beslismodel voor ontwikkeling van natuurlijke vegetaties in wegbermen. 75 p. f 20,-
- 014 F.J.J. Niewold 1993. Effectiviteit bij de muskusrattenbestrijding; muskusrattenvangsten tijdens een onderzoek naar onbedoeld gevangen dieren. 46 p. f 15,-

- 015 H.N. Siebel 1993. Bosontwikkeling in de Lauwersmeer; de te verwachten gevolgen van de veranderingen in de waterhuishouding voor de bosontwikkeling in het Ballastplaatbos, het Diepsterbos en het Zomerhuisbos. 27 p. f 10,-
- 016 L.M.J. van den Bergh, A.L. Spaans & J.E. Winkelman 1993. De mogelijke hinder van een 25 MW windpark voor vogels op twee potentiële locaties in Noord-Groningen. 95 p. f 25,-
- 017 S.W.L. Stevens 1993. 'La carte s'il vous plaît?'; kaarten van de compartimenten van het Nationaal Bosbegrazingsonderzoek. 76 p. f 20,-
- 018 L. Jans 1993. Inventarisatie van de natuurlijke verjonging van de dominante boomsoorten in het bosgebied van het nationale park 'De Hoge Veluwe' 61 p. f 20,-
- 019 N.H. Edelenbosch & P.W. Goedhart 1993. Een methode voor het bepalen van het aanwezige volume per rondhoutsortiment in een partij hout die op stam verkocht wordt; een studie voor de grove den. 46 p. f 15,-
- 020 N.C.M. Maes 1993. Genetische kwaliteit inheemse bomen en struiken; deelproject: Randvoorwaarden en knelpunten bij behoud en toepassing van inheems genenmateriaal. 86 p. f 25,-
- 021 M.A.P. Horsthuis & J.H.J. Schaminée 1993. Verspreiding en ecologische spectra van 24 plantengemeenschappen in Nederland. 170 p. f 45,-
- 022 T.A. de Boer 1993. Het gebruik van binnen- en buitenstedelijk groen in Utrecht. 101 p. f 35,-
- 023 H. Siepel et al. 1993. De internationale betekenis van Nederland voor de fauna; 2. de aquatische fauna. 112 p. f 35,-
- 024 H.J. Hekhuis 1993. Het toezicht op de naleving van het natuur- en milieubeschermingsrecht in de knel? Knelpunten in een coördinatie van het toezicht op de Veluwe. 112 p. f 35,-
- 025 A. P. Oost & K.S. Dijkema 1993. Effecten van bodemdaling door gaswinning in de Waddenzee. 149 p. f 35,-
- 026 A.J. Beintema 1993. Broedprestaties van de zwarte stern in 1992; eerste resultaten van een onderzoek naar de factoren die het voorkomen van de zwarte stern in Nederland bepalen. 44 p. f 15,-
- 027 L.M.J. van den Bergh & A.L. Spaans 1993. De mogelijke hinder van een 10 MW windpark langs de Noordermeerdijk (NOP) voor vogels. 95 p. f 25,-
- 028 L.M.J. van den Bergh & A.L. Spaans 1993. De mogelijke hinder van een 8 MW windpark langs de Zuidermeerdijk (NOP) voor vogels. 82 p. f 25,-
- 029 J.L. Guldemond 1993. Adviesnota met aanvullende expertise inzake het integraal structuurplan buitenruimte Kralingse Bos in relatie tot de gewenste ruimtelijke uitbreiding van het C.H.I.O. 26 p. f 10,-
- 030 P.F.M. Verdonschot & B. van de Wetering 1993. Naar een ecologische indeling van sloten, weteringen en 'genormaliseerde' laaglandbeken in Gelderland. 119 p. f 35,-
- 031 A.L.J. Wijnhoven 1993. Biologisch-ecologische effectenstudie "Vrachelen" Oosterhout. 81 p. f 25,-
- 032 J.A. Schot & P.F.M. Verdonschot 1993. Steekmuggen (Culicidae) in de Engbertsdijkerven 4; monitoring en signalering 1990-1992. 40 p. f 10,-
- 033 A.H.P. Stumpel & H. Siepel 1993. Naar meetnetten voor reptielen en amfibieën. 114 p. f 35,-
- 034 J.H. Spijker 1993. Evaluatie terreinbeheer Esso-Benelux. 35 p. f 10,-
- 035 G. van Wirdum 1993. Ecosysteemvisie Hoogvenen. 148 p. f 35,-

- 036 P.A.G. Schouwenberg 1993. Onderzoek naar de gevolgen van verplaatsing van het waterinlaatpunt voor de boezem van Noordwest-Overijssel naar het gemaal Stroink. 64 p. f 20,-
- 037 F.J.J. Niewold 1993. Inrichting en beheer van de Sallandse Heuvelrug en het Wierdense Veld ten behoeve van een duurzame korhoenpopulatie. 149 p. f 35,-
- 038 J.G. de Molenaar & D.A. Jonkers 1993. De invloed van stikstof in de ontlastings van honden op de vegetatie in voedselarme bos- en natuurterreinen. 30 p. f 10,-
- 039 J.B. den Ouden 1993. Het aangestroomde oppervlak van geïnundeerde ooibossen in diverse ontwikkelingsstadia; een bijdrage ter berekening van de stromingsweerstand van ooibossen. 72 p. f 12,50
- 040 A.P.P.M. Clerkx & A.F.M. van Hees 1993. Het vochtgehalte in de strooisellaag onder verschillende vegetaties in twee grove-dennenopstanden. 34 p. f 10,-
- 041 N.C.M. Maes 1993. Genetische kwaliteit inheemse bomen en struiken deelproject: Inventarisatie inheems genenmateriaal in Oost-Twente, Rivierengebied en Zuid-Limburg. 87 p. f 25,-
- 042 W.K.R.E. van Wingerden, A.H.P. Stumpel & J.W.G. van Osch 1993. Vegetatie en fauna van de Vallei van het Veen (Vlieland) voorafgaande aan begrazing. 82 p. f 25,-
- 043 M. Claringboud & S.P. Tjallingii 1993. Groene en blauwe structuren; een ecologische aanloop voor de 'Waalsprong'. 46 p. f 25,-
- 044 J.P. Peeters 1993. Beplantingsproef Broekpolder; 6c. Proefveldresultaten over de periode najaar 1988 - najaar 1991. 78 p. f 20,-
- 045 J. Kopinga & C. Das 1993. Onderzoek naar de oorzaken van de groeistagnatie van de essenbeplanting (*Fraxinus excelsior*) langs de 'Dorpenweg' (Lith-Ravenstein). 38 p. f 10,-
- 046 G.J. Maas, C.A. van den Berg & A. Oosterbaan 1993. Vervolgonderzoek naar oorzaken van de verminderde vitaliteit van zomereik in het duingebied van Nederland. 46 p. f 15,-
- 047 H.N. Siebel 1993. Indicatiegetallen van blad- en levermossen. 45 p. f 35,-
- 048 C.A. van den Berg & A. Oosterbaan 1993. Voorlopige resultaten van een onderzoek naar de invloed van insectenbestrijding en bemesting op de vitaliteit van verzwakte zomereiken. 37 p. f 10,-
- 049 J.H. Bossinade, J. van den Bergs & K.S. Dijkema 1993. De invloed van de wind op het jaargemiddelde hoogwater langs de Friese en Groninger waddenkust. 22 p. f 10,-
- 050 C.C. Vos 1993. Versnippering en landinrichting in Zeeuws-Vlaanderen. Deel 1. Boomkickers. 80 p. f 25,-
- 051 B.A. Nolet 1993. Terugkeer van de bever: herintroductie van de bever in de Biesbos. 111 p. f 35,-
- 052 H. van Dam, A. Mertens & L.M. Janmaat 1993. De invloed van atmosferische depositie op diatomeeën en chemische samenstelling van het water in sprengen, beken en bronnen. 128 p. f 35,-
- 053 R.P.B. Foppen 1993. Versnippering en landinrichting in Zeeuws-Vlaanderen. Deel II. Moerasvogels. 65 p. f 20,-
- 054 R.H.M. Peltzer 1993. Het recreatief gebruik van het Stroomdallandschap Drentsche A. 157 p. f 35,-
- 055 S. Broekhuizen, G.J.D.M. Müskens & K. Sandifort 1994. Invloed van sterfte door verkeer op de voortplanting bij dassen. 39 p. f 15,-

- 056 H.J. Hekhuis & S.M.G. de Vries 1994. Duurzaam rijshout voor de kwelderwerken; onderzoek naar een goedkoper onderhoud van de rijshoutdammen in de Waddenzee. 49 p. f 15,-
- 057 H.J.J. Kroon 1994. Het recreatief gebruik van bossen en natuurgebieden in Brabant en Limburg; een regionale enquête in oostelijk Noord-Brabant en noordelijk Limburg. 56 p. f 15,-
- 058 J.J.L. Sluijsmans 1994. Planning, gebruik en beheer van de stedelijke groene ruimte; pilot-studie naar de kosten van de stedelijke groene ruimte. 41 p. f 15,-
- 059 L.G. Moraal 1994. Onderzoek naar de preventie van het wildafweermiddel Wöbra tegen de populiereglasvlinder, *Paranthrene tabaniformis*. 19 p. f 10,-
- 061 J.J.L. Sluijsmans, A. Koster, S.P. Tjallingii & W. Kerkhoven 1994. Eind-evaluatie van het project De Grote Pimpernel. 35 p. f 10,-
- 062 M. Claringbould & J. van de Vlugt 1994. De kwaliteit van de ruimte in cijfers. Deel 2 Waardering van de kwaliteit van de openbare ruimte, met accent op de rol van het groen daarin, in negen Utrechtse wijken. 70 p. f 20,-
- 063 J.J.L. Sluijsmans 1994. Praktijkervaringen met het terugdringen van het gebruik van chemische middelen op verhardingen; een inventarisatie in zeven stadsdelen in de gemeente Amsterdam. 49 p. f 15,-
- 064 L.J. van Os 1994. Tussentijdse evaluatie van de opnamemethode van het SILVI-STAR monitoringsysteem. 13 p. f 10,-
- 065 M.E.A. Broekmeyer & G.J. Maas 1994. Vergrassing van opstanden van grove den op droge, arme zandgronden op de Veluwe; een studie naar de ontwikkeling van het humusprofiel. 61 p. f 20,-
- 066 T.A. de Boer 1994. Verkeerstellingen in 1988, 1989 en 1990/1991 in een aantal beheersgebieden van het Staatsbosbeheer. 125 p. f 35,-
- 067 G.J. Tol, P.H. Oldeman & A.J. Griffioen 1994. Toelichting bij de vegetatiekaart van 1992 van het Nationaal Park 'De Hoge Veluwe'. 42 p. f 20,-
- 068 P. Opdam (red.) 1994. Monitoring van biotische elementen na maatregelen in de landbouwenclave "De Driesprong", gemeente Ede. 38 p. f 10,-
- 069 M.J.G. Talsma & P.F.M. Verdonschot 1994. Steekmuggen (*Culicidae*) in de Engbertsdijksvenen 5. 73 p. f 20,-
- 070 P.F.M. Verdonschot, H.G. Mosterdijk, J.A. Schot & W. Cellarius 1994. Steekmuggen (*Culicidae*) in de Engbertsdijksvenen 6. 43 p. f 20,-
- 071 J.A. Schot & P.F.M. Verdonschot 1994. Steekmuggen (*Culicidae*) in de Engbertsdijksvenen 7; monitoring 1993. 36 p. f 10,-
- 072 W.F. van der Hoek & P.F.M. Verdonschot 1994. Functionele karakterisering van aquatische ecotootypen. 136 p. f 35,-
- 073 H.M. Beijer, P. Moen & A.L.J. Wijnhoven (red.) 1994. Een nieuwe kijk op hei; verslag van de heideworkshop gehouden op 25 mei 1993 te Wageningen. 64 p. f 20,-
- 074 A. Oosterbaan 1994. Wortelontwikkeling van plugplanten in vergelijking met traditioneel geteelde planten van grove den enkele jaren na de aanleg. 21 p. f 10,-
- 075 A.H. Prins, Th. van der Sluis, G. van Wirdum 1994. Mogelijkheden voor de brakwatervegetaties in Polder Westzaan. 96 p. f 25,-
- 076 N.C.M. Maes 1994. Genetische kwaliteit inheemse bomen en struiken; deelproject: Inheems genenmateriaal in de Achterhoek rond Winterswijk. 75 p. f 20,-

- 077 C.J. Smit 1994. Alternatieve voedselbronnen voor schelpdier-etende vogels in Nederlandse getijdewateren. 80 p. f 20,-
- 078 H.J. Hekhuis, J.G. de Molenaar & D.A. Jonkers 1994. Het sturen van natuurwaarden door bosbedrijven; een evaluatiemethode voor multifunctionele bossen. 146 p. f 35,-
- 079 J.L. Guldemond 1994. Is de iepeziekte in Nederland nog beheersbaar? 37 p. f 10,-
- 080 A.T. Kuiters, G.W.T.A. Groot Bruinderink & S.E. van Wieren 1994. Het Nationaal Park i.o. Zuid-Kennemerland: een ideaal biotoop voor het edelhert? 31p. f 10,-
- 081 J.J.L. Sluijsmans & J.H. Spijker 1994. Maatregelen om het gebruik van chemische middelen op verhardingen in de gemeente Utrecht uit te sluiten. 33 p. f 20,-
- 082 S. Roest (red.), B.C. van Dam, P.W. Evers, D.E.A. Florack & A.M.T. Snel 1994. Het inbrengen van genen coderend voor antibacteriële eiwitten bij wilg ter bescherming tegen de watermerkziekte. 60 p. f 50,-
- 083 E.P.A.G. Schouwenberg 1994. Basenverzadiging in trilveren in De Weerribben. 48 p. f 20,-
- 084 E.P.A.G. Schouwenberg, T. Reijnders & G. van Wirdum 1994. Effectgerichte maatregelen tegen verzuring in De Weerribben. 76 p. f 30,-
- 085 H.F. van Dobben, M.J.M.R. Vocks, E. Jansen & G.M. Dirkse 1994. Veranderingen in de ondergroei van het Nederlandse dennenbos over de periode 1985-1993. 37 p. f 20,-
- 087 M. Claringbould 1994. Vlaardings Broekpolder: de groene optie. 55 p. f 45,-
- 088 L.G. Moraal, G.F.P. Martakis & J. van den Burg 1994. Insektenaantastingen in bemestingsproefvelden met naaldhout in de Peel. 60 p. f 40,-
- 089 W. Schuring, A. Boekestein, K. Hulsteijn & J.G. Kornet 1994. De verdamping van stadsbomen: verdamping in relatie tot bladeigenschappen; aanbeveling voor de praktijk. 48 p. f 20,-
- 090 R. Ketelaar 1994. Mogelijkheden voor begrazing in het natuurgebied "De Douwelerkolk" bij Deventer. 63 p. f 30,-
- 091 H. Haccoû, S.P. Tjallingii & W. Zonneveld 1994. Econiveaus; een discussie over schaalniveaus en strategieën voor duurzame ontwikkeling van stedelijke systemen. 127 p. f 50,-
- 092 A. Augustijn-van Buuren, E.W. de Jonge & A.M. Langezaal-van Swaay 1994. Een groenstructuurplan voor NS?; onderzoek naar de noodzaak van een groenstructuurplan voor de spoorwegterreinen. 27 p. f 30,-
- 093 H. Koop 1994. Beheervisie Amsterdamse Bos; deelrapport 1. 59 p. f. 40,-
- 094 N.H. Edelenbosch 1994. Economische evaluatie van mengteelt van bomen met landbouwgewassen; interimrapport over mengteelt van populieren met suikerbieten, snijmaïs en gras. 74 p. f 40,-
- 096 A.P.P.M. Clerx, K.W. van Dort, P.W.F.M. Hommel, A.H.F. Stortelder, J.G. Vrieling, R.W. de Waal & R.J.A.M. Wolf 1994. Broekbossen van Nederland. 372 p. f 75,-
- 097 H. Koop 1994. Deelplan Natuurboszone Amsterdamse Bos; deelrapport 2. 42 p. f. 30,-
- 098 J.J.L. Sluijsmans 1994. Reductieprogramma chemische onkruidbestrijdingsmiddelen bij gemeenten; fase 1. Opzet van een reductieprogramma. 40 p. f 30,-

- 099 R. Ketelaar 1994. Loopkevers (Coleoptera: Carabidae) in drie stadsparken van Deventer. 57 p. f 40,-
- 100 H. van Dam, A. Mertens & H. Heijnis 1994. Retrospectieve monitoring van verzuring en eutrofiëring in het Kolkven en Van Esschenven bij Oisterwijk. 76 p. f 40,-
- 101 t/m 105 J. van den Burg 1994. Verslagen van het landelijk bemestingsonderzoek in bossen 1986 t/m 1991; deelrapporten 1 t/m 5. f 175,-
- 106 J. van den Burg & A.F.M. Olsthoorn 1994. Het landelijk bemestingsonderzoek in bossen 1986 t/m 1991; deelrapport 6. Overzicht en bespreking van de resultaten. 126 p. f 50,-
- 107 J.P. Peeters 1994. Ruim twintig jaar beplantingsproef Broekpolder. 7. Proefveldresultaten over de periode 1970 - 1991. 156 p. f 60,-
- 108 G.W.T.A. Groot Bruinderink, E. Hazebroek & M. Petrak 1994. De draagkracht van het Duits-Nederlands natuurgebied Maas-Swalm-Nette voor wilde zwijnen. 35 p. f 30,-
- 109 T.A. de Boer & P.A.M. Visschedijk 1994. Gebruik en waardering van binnen- en buitenstedelijk groen. 105 p. f 50,-
- 113 S.M.J.M. Brasseur & P.J.H. Reijnders 1994. De invloed van diverse verstoringbronnen op het gedrag en habitatgebruik van gewone zeehonden: consequenties voor de inrichting van het gebied. 62 p. f 40,-